

Міністерство освіти і науки України
Заклад вищої освіти «Подільський державний університет»
Факультет агротехнологій і природокористування

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

з дисципліни «ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ»

для здобувачів вищої освіти ступеня «бакалавр» з спеціальності

101 «Екологія»



Кам'янець-Подільський, 2024

УДК 574. 581.5 581.9

Укладач:

ПЛАХТІЙ Данило Петрович – кандидат сільськогосподарських наук,
доцент кафедри екології і загальнобіологічних дисциплін

*Рекомендовано до друку науково-методичною радою Закладу вищої освіти
«Подільський державний університет»
(протокол № 3 від 28 травня 2024 р.)*

Рецензенти:

ЛЮБІНСЬКА Людмила Григорівна – доктор біологічних наук, доцент, професор
кафедри біології та екології, Кам'янець-Подільського національного університету
імені Івана Огієнка

ШЕЛУДЧЕНКО Леся Сергіївна – доктор технічних наук, професор, професор
кафедри транспортних технологій та засобів АПК, Закладу вищої освіти
«Подільський державний університет»

Конспект лекцій складений згідно робочої програми з дисципліни «Загальна екологія»
для здобувачів вищої освіти ступеня «бакалавр» спеціальності 101 «Екологія» / Плахтій П.Д.
Кам'янець-Подільський: ЗВО «ПДУ», 2024 р. 303 ст.

Тема 1
ВСТУП
ЕКОЛОГІЯ ЯК НАУКА

1. Предмет сучасної екології і завдання сучасної екології.
2. Короткий історичний нарис розвитку екології.
3. Структура сучасної екології. Принципи формування екологічних знань.
4. Методи екологічних досліджень.

1. Предмет сучасної екології і завдання сучасної екології. Термін екологія вперше запропонував у 1866 році німецький вчений Е. Геккель. Він походить від грецьких слів *oikos*, що означає дім, помешкання, місце перебування та *logos* – наука. Так Геккель назвав науку, що вивчає організацію та функціонування надорганізованих систем різних рівнів: видів, популяцій, біоценозів (спільнот), екосистем (біогеоценозів) та біосфери. Спочатку цей термін застосовувався тоді, коли йшлося про вивчення взаємозв'язків між рослинними та живими спільнотами, що входять до складу стійких та організованих систем, котрі склалися в процесі еволюції органічного світу та навколишнім середовищем. Сучасна екологія інтенсивно вивчає також взаємодію людини та біосфери, суспільного виробництва з навколишнім середовищем та інші проблеми.

Як і будь-яка інша наука, екологія має науковий та прикладний аспекти. *Науковий аспект* – це прагнення до пізнання заради самого пізнання, і в цьому плані на перше місце впливає пошук закономірностей розвитку природи та їх пояснення. *Прикладний аспект* – це застосування зібраних знань для вирішення проблем, пов'язаних з навколишнім середовищем. Всезростаюче значення сучасної екології полягає в тому, що жодне з великих практичних питань сьогодення не може вирішуватись без урахування зв'язків між живими і неживими компонентами природи.

Екологія є складовою частиною біології. Американський еколог Юджін Одум дав найбільш коротке і найменш спеціальне визначення екології – це біологія навколишнього середовища.

Загальна екологія займається дослідженням усіх типів екосистем. Екологія рослин досліджує зв'язки рослинних організмів із середовищем. Екологія тварин досліджує динаміку та організацію тваринного світу.

Важливу роль у диференціації екологічної науки мав III ботанічний конгрес, який відбувся у 1910 році в Брюсселі. На ньому було вирішено поділити екологію рослин на екологію особин (аутекологію) та екологію угруповань (синекологію). Цей поділ поширився також на екологію тварин та загальну екологію.

Крім того, існує екологія людини, тварин, рослин та екологія мікроорганізмів. З 70-х років XX століття складається соціальна екологія, що вивчає особливості взаємодії суспільства та оточуючого середовища і його охорони.

Предметом дослідження екології є детальне вивчення за допомогою кількісних методів основ структури та функціонування природних та створених людиною систем. Оточуюча нас жива природа не є безладним, випадковим поєднанням живих істот. Вона являє собою стійку організовану систему органічного світу, що склалася в процесі еволюції органічного світу. Центральне місце в екології посідає проблема динаміки та чисельності популяції та механізмів її регуляції. Тут виявляється значимість участі популяційних (конкуренція за їжу) та біоценотичних (хижаків, паразитів, збудників захворювань) механізмів. Тому серед основних завдань екології можна виділити наступні:

- дослідження особливостей організації життя, в тому числі в зв'язку з антропогенним, що є результатом людської діяльності, впливом на природні системи;
- створення наукової основи раціональної експлуатації біологічних ресурсів;
- прогнозування змін природи під впливом діяльності людини;
- збереження середовища існування людини.

Важливим завданням екології є детальне вивчення за допомогою кількісних методів основ структури та функціонування природних і створених людиною систем. Оточуюча нас жива природа не є безладним, випадковим

поєднанням живих істот. Це стійка, організована система, що склалася в процесі еволюції органічного світу. Під екологічною системою розуміють сукупність елементів, утворених живими організмами та середовищем їх існування, пов'язаних між собою обміном речовин та енергією. При дослідженні регуляції чисельності ссавців велике значення надається аналізу взаємопов'язаних фізіологічних, гормональних, та залежних від поведінки, механізмів. В динаміці чисельності популяцій найглибше вивчається роль практично важливих видів: шкідників: сільського та лісового господарства, носіїв та переносників збудників захворювань, об'єктів рибного та мисливського промислів.

Взаємовідносини людини з видами, популяціями, спільнотами в наш час є екологічно незбалансованими. Внаслідок цього мають місце значні втрати врожаїв за рахунок шкідників, значних збитків завдають живі організми сировині, матеріалам, техніці, будівлям та спорудам, пам'ятникам: культури, скорочується чисельність та зникають окремі види, виникає екологічний дискомфорт урбанізованого середовища, що поглиблює стресові ситуації, зростає захворюваність людей.

Збалансованість взаємовідносин людини з видами, популяціями та спільнотами може бути досягнута за рахунок комплексних зусиль з боку людини шляхом екологічної регламентації господарської діяльності, цілеспрямованого, екологічно виправданого впливу на види, популяції та екосистеми, шляхом екологічного виховання зростаючих поколінь.

Завдяки цьому може бути розв'язано багато проблем господарської діяльності суспільства:

- інтенсифікація виробництв ряду галузей;
- збереження та заощадження сировини;
- охорона історичних та архітектурних пам'яток;
- збільшення часу експлуатації промислових та житлових комплексів;
- збільшення тривалості життя та зниження захворюваності людей в умовах урбанізованого середовища;
- вдосконалення механізмів взаємодії суспільства та природи.

2. Короткий історичний нарис розвитку екології

Екологія має давню передісторію. Накопичення відомостей про спосіб життя, залежність від зовнішніх умов та характер розподілу рослин і тварин започатковані в далеку давнину. В працях Аристотеля (384_ – 322 до н. є.) та його учня – «батька ботаніки» Теофраста Ерезійського (371 – 280 до н. є.) описано багато видів тварин та наведено відомості про своєрідність рослин у різних умовах, залежність їх росту від типу ґрунту й клімату.

В епоху Відродження особливого розвитку набули роботи перших систематиків А. Цезальпіна (1519–1603), Д.Рея (1627–1705), Ж. Турнефора (1656–1708) та інших про залежність рослин від умов проростання, обробітку, про місця їх поширення. У працях А. Реомюра про комах (1734) А. Трамбле про гідр та моховаток (1744) наведено багато екологічних відомостей. У працях XVIII ст. С. П. Крашеніннікова, І. І. Лепьохіна, П. С. Палласа та інших російських географів і натуралістів вивчалися впливи на взаємопов'язані зміни клімату, рослинності й тваринного світу. Вплив зовнішніх умов на будову організму тварин вивчав французький природодослідник Ж. Бюффон (1707– 1788). Автор першого еволюційного вчення Жан-Батіст Ламарк (1744–1829) вважав найважливішою причиною пристосувальних змін організмів, еволюції тварин і рослин вплив «зовнішніх обставин».

З появою на початку XIX ст. біогеографії екологічне мислення набуває подальшого розвитку. Цьому сприяють праці О. Гумбольдта з географії рослин (1807), К. Глогера про зміни птахів під впливом клімату (1833), Т. Фабера про особливості біології північних птахів (1826), К. Бергмана про географічні закономірності у зміні розмірів теплокровних тварин (1848). О. Декандоль детально описав вплив окремих факторів середовища на рослини.

У 1859 р. Ч. Дарвін у книзі «Походження видів шляхом природного добору, або збереження обраних порід у боротьбі за життя» показав, що «боротьба за існування» в природі, під якою він розумів усі форми зв'язків виду із середовищем, призводить до природного добору, тобто є рушійним фактором еволюції.

У 1866 р. завдяки Е. Геккелю нова галузь знань, що пов'язувала взаємовідносини живих істот та їх зв'язки з неорганічними компонентами се-

редовища («боротьба за існування»), дістала назву «екології». В другій половині XIX ст. змістом екології було в основному вивчення способу життя рослин і тварин та адаптації їх до кліматичних умов. В цій галузі ботанік Й. Вармінг обґрунтував поняття про життєву форму (1895). А. М. Бекетов (1825–1902) виявив зв'язок особливостей аналітичної і морфологічної будови з їх географічним поширенням. У 1877 р. німецький гідробіолог К. Мебіус обґрунтував уявлення про біоценоз як закономірне поєднання організмів у певних умовах середовища. Праці російських учених С. І. Коржинського та Й. К. Пачоського сприяли відособленню вчення про рослинні угруповання в окрему галузь ботанічної екології. Визначальні положення вчення про ліс, як цілісну природну систему, розробили Г. Ф. Морозов і В. М. Сукачов.

На початку XX ст. сформувались екологічні напрями гідробіологів, фітоценологів, ботаніків і зоологів, у кожному з яких розвивались певні напрями екологічної науки. На III Ботанічному конгресі в Брюсселі в 1910 р. екологія рослин розділилась на екологію особин (аутекологію) і екологію угруповань (синекологію). Згодом цей розподіл поширився також на екологію тварин, а отже, на загальну екологію. З'явилися перші екологічні зведення – екологія тварин Ч. Адамса (1913), угруповання наземних тварин В. Шелфорда (1913), гідробіологія С. О. Зернова (1913). В 1913–1920 рр. екологію почали викладати в університетах, були засновані екологічні журнали та організовані екологічні наукові товариства. У першій половині XX ст. В. В. Докучаєв створив учення про ґрунт, який є результатом взаємодії гірських порід і живих організмів.

Значний внесок у розвиток ідей загальної біоценології зробили праці радянських учених В. М. Сукачова, Б. О. Келлера, В. В. Альохіна, Л. Г. Раменського, О. П. Шеннікова, за кордоном – Ф. Клементса у США, К. Раункі'єра в Данії, Г. Дю Ріє у Швеції, І. Браун–Бланке в Швейцарії. У 30–40-х роках з'явилися зведення з екології тварин, у яких наводилися теоретичні проблеми загальної екології: К. Фрідерікса (1930), Ф. Боденгеймера (1938) та ін. У 1938 р. Д. М. Кашкаров опублікував перший підручник у Радянському Союзі з основ екології тварин. Біоценологічні основи паразитології розробляли В. О. Догель, Є. М. Павловський і В. М. Беклемішев.

У 30–х роках сформувалась нова галузь екологічної науки – популяційна екологія, основоположником якої є англійський учений Ч. Елтон. Подальшому розвитку популяційної екології сприяли роботи О. М. Сєверцова, С. С. Шварца, М. О. Наумова, Г. О. Вікторова, Є. Н. Сімської та ін.

У 1935 р. англійський учений А. Тенслі запровадив поняття екосистеми. Американський учений Р. Ліндемман запропонував основні методи розрахунку енергетичного балансу екологічних систем. Розвиток екосистемного аналізу сприяв відродженню на новій екологічній основі вчення про біосферу, основоположником якого є В. І. Вернадський. Біосфера постала як глобальна екосистема, стабільність і функціонування якої ґрунтуються на екологічних законах забезпечення балансу речовини й енергії. Запроваджений ним у вивчення біосфери кількісний підхід дав змогу оцінити масштаби біо-геохімічного колообігу речовин. Вчення В. І. Вернадського про ноосферу стало беззаперечним свідченням нерозривності зв'язку людини з природним середовищем. На сучасному етапі визначну роль у становленні новітньої екології відіграла монографія американського вченого Ю. Одума.

Перший науковий сектор екологічних досліджень в Україні створений у 1930 р. при Інституті зоології та ботаніки Харківського державного університету. В. В. Стачинський (1933) обґрунтував поняття біогеоценозу, як функціональної єдності біоценозу та абіотичних факторів. У 1940– 1980 рр. широке визнання наукової громадськості здобули екологічні дослідження І. Г. Підоплічка, Ф. А. Гриня, С. М. Стойка, П. С. Погребняка, Д. В. Воробйова, О. Л. Бельгардта, А. П. Травлеєва, присвячені раціональному природокористуванню, екології лісу і ландшафтів. Праці академіка М. Г. Холодного є вагомим внеском до розробки концепції про геохімічні цикли. На сучасному етапі широке визнання здобули екологічні праці М. Н. Голубця, К. М. Ситника і Ю. Р. Шеляг–Сосонка, в яких розвинені концептуальні та методологічні основи сучасної екології. Аналізу філософських проблем у системі «людина – природне середовище» присвячені праці В. С. Крисаченка. Значний внесок у розробку проблем прикладної екології зробили вчені з інститутів Національної академії наук України та Міністерства освіти і науки України, робота яких була спрямована на вивчення загальних закономірностей

у природних, природно–антропогенних та антропогенних екосистемах, вплив антропогенної діяльності на навколишнє природне середовище та раціональне природокористування. Останнім часом виконано багато робіт, спрямованих на запобігання негативному впливу антропогенної діяльності на навколишнє природне середовище.

3. Розділи і тематика екології та зв'язок її з іншими науками

Дуже широким є спектр підрозділів екології, в котрий входять спеціалізовані екологічні науки в залежності від об'єкта та предмета дослідження, а також їх визначення:

Для того щоб краще зрозуміти предмет і завдання екології як науки, схарактеризуємо взаємозв'язки її з іншими біологічними науками, скориставшись прийомом Ю. Одума (1975). Образно зобразимо структуру біології у вигляді «шарового пирога». Розрізавши його на куски по горизонталі, отримаємо фундаментальні науки – молекулярну біологію, морфологію, фізіологію, генетику, теорію еволюції, біологію розвитку, екологію та ін., що вивчають основні властивості життя і не обмежуються дослідженням окремих груп організмів. Якщо розріжемо цей «пиріг» по вертикалі, то дістанемо «таксономічні» науки, що займаються вивченням природних груп живих організмів, – ботаніку, зоологію, мікробіологію та ін. Кожна з цих наук об'єднує окремі науки, що мають справу з порівняно вузькою групою живих організмів. Відповідно до цього зоологію можна розділити на протозоологію, ентомологію, іхтіологію, орнітологію і т. д.

Екологія належить до фундаментальних розплів біології і є складовою частиною всього таксономічного підрозділу. Тому можна говорити про екологію рослин, екологію тварин, екологію мікроорганізмів та ін. Розглядаючи більш часткові елементи цих розділів, можна виділити екологію людини, птахів, риб, комах тощо.

Сфера компетенції екології простягається від організмвого рівня до біосфери, серед яких стрижневим є рівень екосистем. У поле зору екології потрапляють закономірності взаємовідносин і взаємозв'язків окремих особин та їх популяцій між собою і з умовами неорганічного середовища. Екологія

розглядає в основному той бік взаємодії організмів із середовищем, який зумовлює розвиток, розмноження та виживання особин, структуру й динаміку чисельності популяцій і співтовариств та їхню роль у біоценозах. Наприклад, фізіолог вивчає залежність від температури процесів, які відбуваються в організмі, еколог же вивчає, як впливають зміни температури на інтенсивність розмноження і плодовитість організмів, тривалість їх онтогенезу, на характер трофічних зв'язків, швидкість і напрямок біологічних процесів, що беруть участь у колообігу речовин в екосистемах.

Екологія – частина біології, що вивчає відносини організмів (особин популяцій, біоценозів тощо) між собою та навколишнім середовищем називається біоекологією. До складу біоекології включається екологія особин (аутекологія), популяцій (популяційна екологія, демекологія) та спільнот (синекологія).

Аутекологія вивчає взаємозв'язки представників виду з оточуючим його середовищем. Вона, головним чином, вивчає межі стійкості виду і його ставлення до різних екологічних факторів: тепла, світла, вологи, родючості і т. п., а також досліджує дію середовища на морфологію, фізіологію і поведінку організму, розкриває загальні закономірності дії факторів середовища на живі організми.

Для еколога важливі ті взаємостосунки, які дають змогу з'ясувати місце і роль досліджуваного виду та зумовлюють найголовніші його зв'язки з іншими належними до екосистеми видами.

До аутекології дуже близька *етологія* – наука про поведінку тварин.

У тридцяті роки сформувалася популяційна екологія – *демекологія*, яка вивчає структуру виду: біологічну, статеву, вікову, етіологічну. Описує коливання чисельності різних видів і встановлює їх причини:

— екологія – дисципліна, що вивчає загальні закони функціонування екосистем різного ієрархічного рівня;

— екологія – комплексна наука, що досліджує середовище існування живих істот (включаючи людину);

— екологія – область знань, що розглядає деяку сукупність предметів та явищ з точки зору суб'єкта або об'єкта (живого або за участю живого), котрий є

центральним у цій сукупності;

— екологія — дослідження становища людини як виду та суспільства в екосфері планети, її зв'язків з екологічними системами та засобів впливу на них;

— екологія — об'єднуючий елемент всієї розумної діяльності людини на планеті, що сприяє знаходженню раціональних рішень в процесі господарської діяльності людини і при оцінці її досягнень та успіхів не в споживацькому аспекті, а у встановленні їх права на життя лише в тому випадку, коли вони базуються на м'яких впливах господарської діяльності людини на природне і оточуюче середовище і не завдають прямих і опосередкованих збитків людині як особі, здоров'ю та добробуту нинішніх та наступних поколінь людей на Землі;

— екологія — наука про способи обмеження споживання ресурсів біосфери для задоволення потреб господарської діяльності людини, або, іншими словами, наука про обмежувальні прогнози в господарській діяльності людини на Землі.

Демекологія пов'язана з вирішенням таких проблем, як механізми регуляції чисельності організмів, оптимальна густота і допустимі норми їх відбору з популяцій використовуваних видів, наприклад у разі промислового лову, знищення або ослаблення популяцій у випадку боротьби з шкідниками сільського господарства.

Вивченням живої природи на рівні екологічних систем займається *син-екологія*, або біоценологія, тобто вчення про співтовариство рослин, тварин і мікроорганізмів, їх взаємодії один з одним і з неорганічним середовищем проживання. Синекологія аналізує стосунки між особинами, що належать до різних видів даного угруповання організмів, а також між ними і довкіллям. Нині біоценологія переросла в науку про екосистеми, яку стосовно до біоценозів суші називають біогеоценологією.

Сучасна кризова ситуація вимагає екологізації всіх форм людської діяльності, врахування законів та вимог екології.

Прикладна екологія як наука базується перш за все на різних галузях біології — фізіології, генетики, біофізики, але вона також пов'язана з іншими природничими науками — фізикою, хімією, геологією, географією,

математикою. Прикладна екологія, крім того, не може бути відділена від моралі, права, економіки, оскільки лише в союзі з ними можна докорінно змінити ставлення людини до природи.

Прикладна екологія охоплює такі підрозділи, як раціональне використання природних ресурсів, охорону навколишнього природного середовища, науки про соціально–економічні фактори впливу на довкілля та науки про техногенні фактори його забруднення. До розділу наук про соціально–економічні фактори впливу на довкілля (соціоекологія) входять такі підрозділи як екологічна освіта, екологічне право, екологія народонаселення урбоекологія, екологічний менеджмент, екологічний аудит, міжнародна та національна екополітика тощо. До розділу наук про техногенні фактори забруднення навколишнього природного середовища (техногенна екологія) належать такі підрозділи, як екологія промисловості, енергетики, агроєкологія, екологічні проблеми транспорту, військово–промислового комплексу, космосу, рекреаційної справи тощо. Кожний з цих розділів поділяється на підрозділи. Зокрема, екологія промисловості об'єднує такі підрозділи, як екологічні проблеми хімічної, металургійної, паливної, електричної, машинобудівної, легкої, лісогосподарської промисловості та будматеріалів, харчових виробництв тощо. Агроєкологія поділяється на агрохімічну й меліоративну екологію та екологію тваринництва.

Екологічні проблеми харчових виробництв пов'язані з вирішенням завдань запобігання забрудненню харчової продукції шкідливими для здоров'я людини речовинами. До них належать речовини, що потрапляють у продукти харчування у процесі технологічної переробки та транспортування, а також через повітря, воду й ґрунт. Сюди належать також забруднення компонентами пакувальних матеріалів та мікроорганізмами. Для виробництва харчових продуктів слід використовувати такі технології, які завдають мінімальної шкоди довкіллю або не завдають її зовсім. Однак чи можна розглядати екологічні проблеми транспорту, харчових виробництв та інші розділи як складові частини прикладної екології? Так, проте в цьому випадку мається на увазі не одне окреме виробництво, а всі виробництва харчової галузі, які вирішують спільну проблему разом з іншими галузями промисловості зокрема і

антропогенної діяльності загалом. У підсумку можна сказати, що прикладна екологія ставить на меті забезпечення стійкої динамічної природної рівноваги в біосфері (космосі), здатної до самовідновлення та саморегулювання.

Тематика екології часто перетинається з тематикою інших галузей біології: фізіології, генетики, біофізики, теорії еволюції тощо. Це визначає формування багатьох проміжних і синтетичних напрямів, таких як цито-екологія, екологічна фізіологія, продукційно–енергетична екологія, еволюційна екологія та ін.

Екологія тісно переплітається з небіологічними науками – фізикою, хімією, геологією, географією та ін. Екологічний підхід до вирішення географічних і фізико–географічних проблем наочно виявляється в гідробіології: вивчення сукупності організмів, які населяють товщу води і дно, проводять разом з дослідженнями різних факторів води, припливно–відпливних явищ, циркуляції водяних течій тощо.

На стику з геологією і палеонтологією виникла палеоекологія, яка відтворює екологічні зв'язки вимерлих видів рослин і тварин на основі будови викопних форм та умов їх захоронення. В результаті поєднання екологічного підходу з принципами ландшафтознавства з'явилась екологія ландшафту – напрямок, який тісно пов'язаний з проблемами раціонального використання, відтворення та охорони природних ресурсів. Впровадження в екологію принципів термодинаміки породило продукційно–енергетичну екологію, яка досліджує закономірності розсіювання потоку енергії в трофічних ланцюгах. Залучення даних про вплив живих організмів на кору вивітрювання сприяло створенню В. В. Докучаєвим сучасного ґрунтознавства.

Таким чином, екологія як біологічна наука вивчає організацію життя рослин та тварин, займається вивченням взаємодії живих організмів з оточенням, умовами існування, способом життя.

В наш час спостерігається бурхлива екологізація різних технічних дисциплін, під котрою слід розуміти процес неухильного та послідовного впровадження систем технологічних, управлінських та інших рішень, котрі дозволяють підвищувати ефективність використання природних ресурсів поряд з поліпшенням або хоча б зі збереженням якості природного середовища (або

життєвого середовища взагалі) на локальному, регіональному та глобальному рівнях. Існує і поняття екологізації технологій виробництва, сутність котрого полягає в застосуванні заходів щодо попередження негативного впливу виробничих процесів на природне середовище. Екологізація технологій досягається шляхом розробки маловідходних технологій з мінімумом шкідливих речовин на виході. Останнім часом в усьому світі життя примусило започаткувати найрізноманітніші напрямки екологічних досліджень з метою забезпечення фахівців необхідною для прийняття рішень екологічною інформацією з усіх сфер людської діяльності. Нині сформувалося близько ста напрямів екологічних досліджень, які можна об'єднати за принципами галузевої належності, взаємозв'язків, взаємопідпорядкованості, пріоритетності, теоретичного та практичного значення.

В зв'язку з цим екологія розпалася на ряд наукових галузей та дисциплін, котрі є досить далекими від початкового визначення екології як науки про відносини живих організмів з оточуючим їх середовищем. Але основною засадою всіх сучасних напрямків екології лежать фундаментальні ідеї біоекології.

Екологію за розмірами об'єктів вивчення поділяють на географічну або ландшафтну екологію, об'єктами вивчення котрої є крупні геосистеми, географічні процеси, та на глобальну екологію – вчення про біосферу Землі.

Стосовно предметів вивчення екологія поділяється на екологію: мікроорганізмів, грибів, рослин, тварин, людини, сільськогосподарську, прикладну, інженерну та загальну екологію – теоретичну і узагальнюючу дисципліни.

За середовищами та компонентами розрізняють екологію: суші, прісних водоймищ, морську, високогірну, хімічну тощо.

За підходами до предмета вивчення виділяють аналітичну та динамічну екологію.

В часовому аспекті розрізняють історичну та еволюційну екологію.

В системі екології людини існує соціальна екологія, що вивчає взаємовідносини елементарних соціальних груп суспільства та людства загалом з життєвим середовищем.

Прикладна екологія – дисципліна, що вивчає механізми руйнування біосфери людиною, способи запобігання цим процесам, та розробляє принципи раціонального використання природних ресурсів без деградації життєвого середовища. Прикладна екологія базується на системі законів, правил та принципів екології та природокористування.

З прикладної екології за науковими напрямками витікають промислова, сільськогосподарська екологія, екологія енергетики, канцерогенезу тощо.

В наш час інженерні дисципліни мають на меті лише розробку замкнених, безвідходних та інших екологічно чистих технологій, котрі дозволяють знизити ступінь шкідливого впливу на природне середовище. Однак проблему раціональної взаємодії виробництва з природним середовищем повністю неможливо розв'язати, оскільки в цьому випадку природа виключається з розгляду. Вивчення процесу суспільного виробництва з навколишнім середовищем вимагає не лише інженерних методів, але й екологічних, що призвело до розвитку нового наукового напрямку на стику технічних, природничих та соціальних наук, що називається інженерною екологією.

Інженерна екологія вивчає вплив промисловості на природу і природи на промисловість, вплив умов природного середовища на функціонування підприємств та їх комплексів. Іншими словами, об'єктом дослідження інженерної екології є системи, що утворилися та тривалий час функціонують внаслідок взаємодії конкретного виду суспільного виробництва з навколишнім природним середовищем, що його оточує.

Інженерна екологія, на відміну від всіх інших наукових напрямків, котрі вивчають взаємодію суспільства з природою, базується на повному та глибокому знанні технології виробництва. Вона використовує якісні та кількісні параметри технологічних процесів для оцінки їх впливу на природне середовище. Наслідком інженерно–екологічного аналізу є визначення взаємозв'язків між параметрами технологічних процесів та змінами природного середовища. Їх визначальною рисою є те, що вони є прикладними, оскільки їх результати є вихідними даними для розробки конкретних природоохоронних заходів даного виробництва. В даному випадку екологія є теоретичною базою, котра встановлює обмеження на параметри виробництва, а інженерні

дисципліни – підґрунтям реалізації технічних рішень в даній виробничій сфері для дотримання екологічних обмежень.

Отже, сучасне тлумачення терміну "екологія" як галузі знань полягає в розгляді та розкритті закономірностей розвитку сукупностей організмів, предметів, компонентів спільнот та спільнот загалом у взаємодіях в системах біогеоценозів, нообіогеоценозів, біосфері з точки зору суб'єкта або об'єкта (живого або за участю живого), котрий є центральним в цій системі.

В деяких випадках до екології відносять суміжні прикладні та напівприкладні галузі знань, головним чином пов'язані з енвайронментологією – комплексною дисципліною про оточуюче людину середовище, головним чином природне, про його якість та охорону. Термін "екологія" починають ототожнювати з дисципліною "Охорона природи" або "Охорона навколишнього середовища". Однак "Охорона природи" або "Охорона навколишнього природного середовища" традиційно базуються на введенні заборон та регламентацій, а не на загальній раціоналізації природокористування. Різноманітні способи та методи очищення повітря та стічних вод, утилізація відходів та інші технологічні способи охорони та покращання середовища відносяться до сучасної науки про навколишнє середовище, що оточує людину, тому існує думка, що їх не можна приєднувати до екології.

Зараз активно виконуються дослідження щодо встановлення меж допустимих навантажень на природне середовище та з розробки шляхів подолання об'єктивних лімітів природокористування. Ця галузь також не, відноситься безпосередньо до екології, а до еконології – наукової дисципліни, котра досліджує екопол. Екопол (економіка + екологія) – позначення сукупності явищ, що включають суспільство як соціально–економічне ціле (але перш за все економіку та технологію) і природні ресурси, ідо знаходяться у взаємозв'язку позитивного зворотного зв'язку при правильному розвитку і у взаємозв'язку негативного зворотного зв'язку при нераціональному природокористуванні. Наприклад, економіка швидко розвивається в регіоні за наявності великих ресурсів середовища та хороших загальних екологічних умов, і навпаки, технологічно швидкий розвиток економіки без врахування екологічних обмежень призводить до вимушеного застою в економіці.

У зв'язку з неоднозначністю терміну "екологія" висловлюються побоювання щодо повної девальвації сенсу екології як біологічної науки. Але такі побоювання не мають підстави, оскільки не назва науки визначає її зміст, а предмет дослідження.

При функціонуванні промислових підприємств інженерно–технічним працівникам доводиться мати справу не з екологією, а охороною навколишнього середовища. Охорона навколишнього середовища – система заходів, скерованих на підтримку взаємодії людини та навколишнього природного середовища, що забезпечують збереження та відновлення природних багатств, раціональне використання природних ресурсів, попередження безпосереднього або опосередкованого впливу результатів діяльності суспільства на природу та здоров'я людини.

Державна політика в галузі охорони природи полягає у розробці необхідних заходів щодо охорони та науково обґрунтованого раціонального використання землі та її надр, водних ресурсів, рослинного та тваринного світу, для збереження чистоти повітря та води, забезпечення відтворюваності природних ресурсів та поліпшення оточуючого людину середовища. Цей підхід до охорони навколишнього середовища підкріплено системою законодавчих актів та нормативно–технічних документів у галузі охорони природи.

Тема 2

ЕКОЛОГІЧНІ ПРОБЛЕМИ СВІТУ. ЕКОЛОГІЧНІ ПРОБЛЕМИ УКРАЇНИ

1. Поняття про сталий розвиток.
2. Загальна характеристика екологічного стану України.

1. Поняття про сталий розвиток

У 2000 р. вийшла друком надзвичайно цікава і ґрунтовна робота відомих російських вчених–екологів В.Данилова–Данильяна і К. Лосєва "Экологический вызов и устойчивое развитие", в якій проаналізовано і узагальнено сучасні уявлення про гармонійний розвиток, але в значно ширшому плані, більш глибоко, з використанням величезного обсягу найсучасніших екологічних і соціально–економічних матеріалів, найбільш науково обґрунтованих в екологічному, економічному, соціальному, демографічному, науково–технічному, етичному і філософсько–методичному аспектах. В книжці, не тільки глибоко обґрунтовані найсучасніші підходи до розв'язання проблеми гармонійного розвитку людства у майбутньому столітті, а й наведені найбільш переконливі і аргументовані критичні зауваження щодо сучасних вітчизняних і зарубіжних проектів еколого–безпечного розвитку людства у ХХІ ст., представлена розроблена авторами концепція біотичної регуляції навколишнього середовища. За умов сьогодення вона є найбільш всебічно обґрунтованою і можливою для реалізації в разі доповнень і вдосконалень.

Одним із важливих міжнародних документів, де розглядаються еколого–економічні проблеми людства і наводяться пропозиції щодо їх розв'язання, є *"Порядок денний на ХХІ століття"*, ухвалений на *Міжнародному екологічному форумі в Ріо у 1992 р.* Цей документ – Концепція сталого розвитку (Sustainable Development), висунута Комісією з охорони навколишнього середовища і ресурсів ООН – включає понад 100 програм, які охоплюють надзвичайно широке коло проблем – від подолання злиднів до підсилення ролі громадськості у розв'язанні екологічних негараздів. Але при цьому багато дуже

важливих проблем в згаданому документі або взагалі не розглядалися, або згадувалися фрагментарно: демографічні проблеми, структура споживання, борги країн, що розвиваються, військові витрати і блоки та їх роль в еколого–економічно збалансованому розвитку, експорт небезпечних відходів, співіснування релігій як чинник стабілізації та ін. Як зауважують і російські, і американські дослідники (К.Копдратьєв. Д.Дейлі та ін. 1993, 1996), у документі використано *чимало застарілих догм*, які самі по собі містять загрозу для людства. Час, який пройшов з моменту появи документа, засвідчує, що жодна мета, поставлена в ньому, не досягнута. Навпаки, триває активне загальне погіршення екологічних ситуацій на континентах і в Світовому океані, стрімко зростає розрив між багатими і бідними країнами і людьми, збільшується кількість як природних, так і техногенних катастроф, військових конфліктів тощо. Виявилось, що людство у найближчий час не в змозі відмовитися від нарощування матеріальних благ, йде глобалізація способу життя і стереотипу поведінки, які не сумісні зі сталим розвитком. За цей період виникла нова глобальна загроза – можливість використання INTERNET людьми й організаціями для здійснення актів і акцій, які матимуть для людства дуже важкі негативні наслідки економічного, екологічного і соціального характеру.

Документи КОСР–2 (Міжнародна Комісія охорони навколишнього середовища і розвитку) декларуючи необхідність збереження довкілля, не пропонують нових ефективних шляхів виходу з глобальної екологічної кризи, залишаючись у рамках старої парадигми економічного зростання.

Незважаючи на те, що концепція сталого розвитку є нині єдиним найбільш визначним, головним інструментом глобальної екологічної політики, через згадані вище факти й інші причини дедалі більше вчених ставляться до неї досить критично і навіть негативно. За сучасних умов вирішення глобальних екологічних проблем навряд чи можливе, бо прірва між державами, як свідчать останні факти і події збільшується. в розвинених країнах капітали невпинно концентруються, вони багатіють, натомість інші бідніють і слабшають

через необхідність боротьби з дедалі новими внутрішніми і зовнішніми кризовими явищами і процесами.

А один з лідерів екологічного руху, С.Забелін, взагалі вважає, що можливість людства прямувати шляхом гармонійного розвитку вже втрачена, а "Порядок денний на ХХІ століття" – це документ, який містить чимало нереальних надій, міфів і компромісів.

Цікаво, що деякі спеціалісти низку положень "Порядку денного" порівнюють із соціалістичними гаслами, бо в них є багато спільних положень: зниження рівня споживання на благо більшості; планування на довгий період; передбачення міграції нової екологічної свідомості з країни в країну тощо.

Більшість лідерів екологічного руху в Росії і деякі лідери "зелених" в інших країнах вважають, що "Sustainable Development" більшою мірою політичне гасло, ніж ефективна робоча стратегія виживання нашої цивілізації.

Термін "sustainable development" був запропонований у 1981 р. Л.Брауном, а глобальне поширення дістав після публікації доповіді Комісії леді Брундтланд "Наше спільне майбутнє" (членом цієї Комісії був і Л.Браун). Термін виявився напрочуд популярним, бо вперше поєднав проблеми охорони довкілля, стабілізації економіки і добробуту людей. Найбільш точний переклад sustainable development – не сталий (усталений, стабільний тощо) розвиток, а *розвиток, який безперервно підтримується*. Сьогодні існує понад 30 визначень цього поняття, його теоретична база лише формується. На нашу думку, як український варіант доцільніше вживати термін "гармонійний розвиток", ніж "сталий розвиток", що ми намагалися обґрунтувати у вступі.

Програма гармонійного розвитку, оголошена на конференції ООН з питань навколишнього середовища і розвитку в Ріо, містить п'ять основних суперечностей, які пропонується вирішувати з використанням різних сценаріїв розвитку (суперечності між реальним життям і життям у гармонії з природою, суперечності між реальним розвитком і довкіллям; суперечності інтересів

сучасного і майбутніх поколінь; суперечності між багатими і бідними; внутрішньоекономічні суперечності).

Відповідно до сучасного екологічного підходу *гармонійний розвиток* – це *такий розвиток, який не виводить глобальну цивілізацію за межі господарської ємності біосфери, не викликає у біосфері процесів руйнування, деградації і виникнення непридатних для життя людини умов.*

Вчені–екологи зазначають таке. Реальні екосистеми – це системи, які самопідтримуються. Ці системи розвиваються, але не ростуть. Двигуном розвитку слугує забезпечення регулювання і стабілізації навколишнього середовища, повернення його параметрів у межі стабільності (релангація) після зовнішніх збурень на відрізках часу порядку десятків тисяч років, або перебудова особистої структури з метою підтримки стабільності навколишнього середовища на новому рівні (швидкість еволюції біологічних видів). Швидкість зростання і розвитку людства незрівнянно вище швидкості розвитку екосистем і біологічної еволюції, що породжує конфлікт людини і природи. Сучасна глобальна соціально–екологічна криза найтіснішим чином пов'язана з духовною кризою людини, і це підтверджується сутністю всіх розроблених західноєвропейських і американських концепцій розвитку.

У стратегії сталого розвитку *США* з 16 принципів розвитку 7 присвячені економічному зростанню, розвитку й ефективності. Екологічні проблеми які згадуються в 12 пунктах, зведені, до боротьби із забрудненнями, відходами, до локальної очистки довкілля. Суперечності між екологією та економікою запишаються. Нині всі фахівці знають, що сталий розвиток в окремо взятій країні (а стратегія США це передбачає) абсолютно неможливий. Американці ж планують поширити свій "досвід" на інші країни (навіть „а ті, які не мають ні американського багатства, ні могутності ні технічних можливостей). Між рядками американської стратегії розвитку читається що весь світ буде охороняти довкілля під керівництвом США для їх економічного процвітання і соціальної справедливості.

Китайський "Порядок денний на XXI ст. – Біла книга Китаю про населення, навколишнє середовище і розвиток Китаю в XXI ст." – стратегія

розвитку, побудована на тих самих принципах, що й американська, але з урахуванням місцевих особливостей, стану економіки, історичної специфіки.

Розвинені країни, подібно до США, у своїх програмах сталого розвитку не пропонують нічого нового порівняно з уже діючою в цих країнах економікою – це все той же природовитратний механізм, доповнений інтенсифікацією виробництва, ресурсозбереженням та посиленою боротьбою із забрудненнями довкілля. Кардинально такий підхід проблему виживання людства не розв'язує.

Японія період природоохоронної економіки пройшла у 1970–1980 рр., тому сьогодні більш серйозно, ніж інші країни, займається екологічними проблемами: вводить "зелений валовий національний продукт" (для щорічного порівняння економічного зростання з витратами від невідвернених екологічних порушень). Але, знову ж таки, в японській стратегії розвитку не зважають на вплив економіки Японії на глобальну екосистему.

Подібні до японських природоохоронних заходів використовують у *Франції та Норвегії*. Тобто загалом у своїх реальних програмах розвинені країни тлумачать сталий розвиток як самий звичайний бізнес, тільки з урахуванням своїх регіональних екологічних проблем, без жорстких екологічних обмежень.

Країни, що розвиваються, пасуть задніх стосовно розвинених країн і намагаються пройти той самий шлях, який пройшли США, Німеччина, Франція, Японія, – шлях сильного виснаження і руйнування природи.

І розвинені країни, і країни, що розвиваються, продовжують жити за інерцією, плануючи своє майбутнє лише з частковим розв'язанням екологічних проблем, як це робилося у 1960–х роках, коли почався поступовий перехід до природоохоронної економіки від економіки тотального знищення природи.

Прикладом є остання доповідь Римському клубу "Чинник чотири: подвоєння продукції при використанні половини ресурсів" (Е.Вайцеккер, З.Ловінс, Х.Ловінс, 1994). У роботі аналізуються можливості і позитивні економічні наслідки впровадження найновітніх технологій у різних галузях

господарства: за розрахунками авторів, це дасть змогу в 4 рази підвищити ефективність використання ресурсів (не видобування, а використання!). Розглядається проблема нової організації ринку нових технологій і нової податкової бази, яка має заохочувати ефективність використання ресурсів. Розглядаються також питання змін клімату, ліквідації відходів, впливу міжнародної торгівлі на довкілля тощо. Але в роботі не розглянуто питання руйнування природних екосистем, не пов'язується загроза біорозмаїттю з переключенням людиною на себе не належної їй частини енергетичного потоку біосфери, з руйнуванням на суходолі більшої частини природних екосистем і екологічних ніш, видів та ін. Хоча автори наостанок зазначають: "ненаситне споживання може випередити "революцію ефективності", звівши нанівець зусилля людний щодо поліпшення екологічних умов".

Отже, ця стратегія підштовхує людство на шлях господарювання за старими схемами, підвищення рівня споживання у розвинених країнах і в межах іншого світу. Вона зводить проблему сталого розвитку тільки до ресурсозбереження, зменшення забруднення і часткового збереження біорозмаїття. Біосфера як сукупність природних екосистем, частиною якої є цивілізація, виключена з розгляду й аналізу.

В. Дапилов–Данильян і К. Лосев дійшли висновку, що справжньою критичною межею, зімкнення з якою представляє реальну загрозу для людства, є не критичні ресурси надр, запаси прісної води, доступні для використання джерела енергії, а господарська ємність біосфери (межа її збурення) – гранично допустиме антропогенне навантаження на біосферу, перевищення якого приводить її у стан збурення і, з часом, до розвитку незворотних деградаційних процесів. На противагу розглянутим вище концепціям розвитку людства вчені наводять свою – концепцію біотичної регуляції навколишнього середовища. Її сутність полягає у наступному.

Вся сума геологічних, палеонтологічних, палеогеографічних даних свідчить, що біота була потужним чинником формування навколишнього середовища. Киснева атмосфера і ґрунти практично повністю сформовані

біотою. Екосистеми регулюють і стабілізують навколишнє середовище. Тому швидке руйнування природних екосистем, яке відбувається сьогодні, без сумніву, призводить до екологічної кризи. Її неодмінним результатом буде різке зменшення населення у найтрагічніших формах. Щоб цьому запобігти, необхідно зберегти природний біотичний механізм регуляції довкілля, тобто зберегти незмінними людською діяльністю біологічні угруповання, які займають території, достатні для забезпечення регуляції навколишнього середовища у глобальних масштабах.

Як видно з попереднього аналізу "технологічних" концепцій розвитку, принаймні у ХХІ ст. розв'язання проблеми побудови нового технологічного механізму регуляції навколишнього середовища в глобальних масштабах, здатного цілком замінити природну біотичну регуляцію, є абсолютно нереальним.

Завдяки біотичній регуляції придатне для життя на Землі навколишнє середовище відновлювалося після будь-яких локальних і регіональних катастроф, біотична регуляція ніколи не переставала діяти в глобальних масштабах. Ця регуляція забезпечується перш за все роботою бактерій і грибів, які споживають до 90% енергії що запасається в органічній речовині, синтезований рослинами. Дрібні безхребетні споживають ще близько 10%, тобто практично всю залишкову частину потоків енергії Великі хребетні тварини відповідальні за тонку настройку функціонування угруповань. Хребетні використовують менше 1% потоку енергії в угрупованні, їхня робота яка виконується в рамках біотичної регуляції довкілля, становить мізерну частку тієї роботи, що виконується рештою живих істот.

Така мала величина коефіцієнта корисної дії підтримки життя великих тварин, включно з людиною, спостерігається в усіх екосистемах і угрупованнях організмів у біосфері і не є випадковою. При побудові техногенної системи управління довкіллям можна лише сподіватися, що завдяки майбутнім супертехнологіям буде досягнутий такий саме коефіцієнт корисної дії підтримки, що сформувався в природі упродовж мільйонів років.

А це означає, що 99% енергетичної потужності цивілізації і 99% праці самої людини, спрямованої на управління потужністю цивілізації, мають витрачатися на стабілізацію довкілля.

На саму ж людину залишиться менше 1% від усієї енергії, яку вона створила.

Енергетична потужність механізму стабілізації довкілля (хоч якою вона була – природно-біотичною або технологічною) не може перевищувати допустиму частку бюджету сонячної енергії. Тому гіпотетична техногенна система регуляції довкілля не зможе перевищити енергетичну потужність природної біоти.

Єдиним засобом збереження придатного для життя людини довкілля в глобальних масштабах є відновлення угруповань природної біоти не в межах

мізерних площ заповідників, а на великих територіях земної поверхні. Це вимагає остаточного припинення подальшого освоєння дикої природи і рекультивації значної частини освоєних земель, скорочення загального енергоспоживання, поступового припинення економічного зростання у його фізичних обсягах (перш за все за рахунок скорочення виробництва непотрібної або шкідливої для довкілля і людини продукції), зменшення чисельності населення до єдино можливого прийняттого рівня на основі планування сім'ї.

Відновлення природних екосистем в обсязі, який потрібен для повноцінного регулювання навколишнього середовища і збереження цих екосистем на рівні, не нижче критичного, – головна мета перехідного періоду до збалансованого екологічно безпечного розвитку.

2. Загальна характеристика екологічного стану України

До недавнього часу розвиток людського суспільства і самоочищення навколишнього природного середовища від техногенних забруднень перебували в динамічній екологічній рівновазі. Проте останніми роками інтенсивне зростання населення планети, надзвичайно інтенсивний розвиток промисловості, сільського й комунального господарства та інші чинники

антропогенної дії на навколишнє природне середовище, незважаючи на колосальні екологічні резерви біосфери, призвели до різних негативних наслідків, з якими біосфера впоратися не здатна. Насамперед це стосується забруднення біосфери хімічними речовинами – ксенобіотиками (не властивими природі), порушення природних геохімічних циклів, а також інтенсивного, нераціонального використання природних ресурсів, що підриває саму можливість природи до самовідтворення відновних ресурсів. Невідновні ресурси вичерпуються швидше, ніж людське суспільство здатне перебудувати власну економіку, власну господарську діяльність. Нинішня екологічна ситуація в Україні характеризується як кризова. Цьому сприяють структурні деформації господарства, за яких перевага віддавалась сировинно–видобувним галузям промисловості, використання значною мірою енерго– та ресурсомістких технологій без будівництва ефективних очисних споруд.

Серед головних причин, що призвели до незадовільного стану довкілля, можна назвати такі:

- застарілі технології виробництва з високою енерго– та матеріаломісткістю, що перевищують у два–три рази відповідні показники в розвинених країнах;
 - високий рівень концентрації промислових об'єктів у деяких регіонах;
 - відсутність ефективних природоохоронних технологій (зворотних систем водозабезпечення, очисних споруд тощо), незадовільний рівень експлуатації існуючих природоохоронних споруд;
 - відсутність ефективного правового й економічного механізмів, які сприяли б використанню екологічно безпечних технологічних процесів.
- Найбільшими забрудниками атмосферного повітря є підприємства теплоенергетики, які викидають близько 29 % усіх шкідливих забруднень. Теплова енергетика сприяє також значному забрудненню земель унаслідок накопичення великої кількості таких відходів, як золи, шлаки та пил.

Металургійна промисловість разом із суміжними та допоміжними виробництвами є однією з найбільш «забруднювальних» галузей промисловості. Її викиди становлять 38 % загальної кількості забруднювальних речовин. Підприємства нафтохімічного комплексу у великій кількості викидають у довкілля вуглеводні, гідроген сульфід (сірководень), сульфатну кислоту, ртуть, сполуки флуору та ін. Висока концентрація в окремих регіонах хімічних та нафтохімічних підприємств призвела до значного забруднення джерел водопостачання. Хімічні підприємства викидають у відкриті водойми близько 70 млн м³ неочищених або недостатньо очищених стоків, утворюють великі обсяги відходів, серед яких значна кількість – токсичні.

Підприємства нафтогазового комплексу за рівнем шкідливого впливу на довкілля вважають об'єктами підвищеного екологічного ризику. Вони є потенційними джерелами забруднення, що може статися в разі порушення технологічних режимів роботи устаткування або аварій.

Україна з її багаторічною енергетично–сировинною спеціалізацією та низьким технологічним рівнем промисловості належить до числа країн з найвищими абсолютними обсягами утворення та накопичення відходів Щороку в поверхневих сховищах складається понад 1,5 млрд т твердих відходів. У різних звалищах, шламосховищах, відвалах та териконах нагромаджено всього понад 20 млрд т відходів, які займають близько 130 тис. га земель. Значна кількість відходів (до 90 %) утворюється на підприємствах гірничодобувної промисловості під час розробки родовищ та збагачення корисних копалин. На сьогодні утилізують лише третину загальної кількості відходів. При цьому частка вторинної сировини в загальному споживанні ресурсів не перевищує 15 %.

До категорій високотоксичних належать до 2 % усіх промислових відходів. Однак до цього часу в Україні не збудовано жодного спеціалізованого підприємства з переробки таких відходів. Ця проблема ускладнюється ще й тим, що не існує організованої належним чином системи збирання та зберігання

токсичних відходів, немає техніки й обладнання, бракує моніторингового контролю якості стічних вод та заохочення підприємств самостійно вирішувати власні екологічні проблеми. Тому часто токсичні відходи, наприклад гальванічні шлами та промивні води, в значних обсягах потрапляють у каналізаційні стоки.

Порушення норм якості води досягло рівнів, що призводять до деградації водних екосистем, зниження продуктивності водойм. Значна частина населення країни вживає недоброякісну воду, що загрожує здоров'ю нації. Втрати свіжої води на одиницю виробленої продукції перевищують показники розвинених країн Європи в 2,5–4,5 рази.

Поверхневі води України належать здебільшого до дуже забруднених. Найбільш забруднені ріки – Дніпро, Сіверський Донець і ріки Приазов'я. Чорне море, відоме своїми рибними багатствами, за останні тридцять років перетворюється на стічну яму для половини Європи. До основних забруднювальних речовин належать нафтопродукти, феноли, сполуки фосфору, нітрогену, меркурію, важких металів тощо. Безкиснева зона, яка у 1973 р. займала площу 3,5 тис. км², нині розширилась до 50 тис. км², що становить понад 10 % усієї акваторії Чорного моря. З 26 видів риб, які виловлювали рибалки в 60–ті роки, залишилось лише п'ять. Комерційний вилов скумбрії проводився востаннє в 1965 р. Загальні втрати риби становлять близько 5 млн тонн. Поки що виживає риба, яка тримається біля поверхні (анчоуси й кілька). Чорне море перебуває на межі загибелі.

Основними джерелами забруднення поверхневих вод є скидання неочищених чи недостатньо очищених комунально–побутових і промислових стічних вод, поверхневий стік води з сільськогосподарських угідь та забудованих територій, а також ерозія ґрунтів на водозабірній площі. Це зумовило трансформацію поверхневого природного ландшафту на 80 % поверхні басейну. Негативно позначається на Дніпровській екосистемі розорювання заплав, що позбавляє водостоки і водойми їх природного захисту.

В Україні здійснюється нераціональне використання природних ресурсів. Розорюваність є найвищою у світі і досягла 56 % території країни і 80 %

сільськогосподарських угідь. Це призводить до зниження родючості ґрунтів через їх переуцільнення. Значної шкоди завдають земельним ресурсам забруднення ґрунтів викидами промисловості та використання засобів хімізації в аграрному секторі. Понад 40 % органіки, що утворюється в результаті діяльності великих тваринницьких комплексів та птахофабрик, з потенційних виробників органічних добрив перетворюється на джерела забруднення довкілля.

Значного забруднення зазнала велика територія країни після аварії на Чорнобильській АЕС. Радіонуклідами забруднено понад 4,6 млн га земель. З використання вилучено 119 тис. га сільськогосподарських угідь, у тому числі 65 тис. га ріллі.

Значною проблемою є використання відвалів видобутку корисних копалин та відходів збагачення й переробки мінеральної сировини. Вже нині обсяги цих відходів перевищують 20 млрд т. Щороку викидається в атмосферу близько 12 млн т забруднювальних речовин. Лише за останнє десятиріччя від промислових викидів загинуло 2,5 тис. га лісових насаджень. Радіаційного забруднення через аварію на Чорнобильській АЕС зазнали 3,3 млн га лісів. Значної шкоди останнім завдають пожежі, тисячі яких щороку виникають на великих лісових площах.

Площа природно-заповідного фонду становить 1,5 млн га, або 2,5 %, а за деякими даними – до 4 % території країни і є недостатнім гарантом збереження й відтворення генофонду рослин і тварин та різноманіття природних екосистем. Під дією антропогенного чинника кількість видів рослин і тварин, що перебувають під загрозою зникнення і занесені до Червоної книги,

значно зросла. До неї внесено 151 вид вищих рослин і 85 видів та підвидів тварин (ссавців – 29, птахів – 28, плазунів – 6, земноводних – 4, комах – 18). Забруднення внутрішніх природних водойм, порушення природного гідрологічного режиму, відсутність ефективних рибозахисних пристроїв на водозабірних спорудах негативно позначаються на відтворенні запасів цінних видів риби.

Тема 3

ДЕМОГРАФІЧНА СИТУАЦІЯ В УКРАЇНІ ТА СВІТІ

1. Демографічний вибух: його причини та можливі наслідки.
2. Демографічна криза в Україні: коротка характеристика причин, проявів та наслідків.

1. Демографічний вибух: його причини та можливі наслідки

Динаміка кількості населення

Як показують дослідження, протягом багатьох тисячоліть кількість населення земної кулі зростала повільно. Це можна пояснити низьким рівнем розвитку виробничих сил і великою залежністю від природи на ранніх етапах її розвитку.

У стародавні часи і в період середньовіччя народжуваність була майже скрізь близькою до фізіологічного максимуму, але високою була і смертність. Це зумовлювало або відсутність, або незначний приріст населення (епідемії, голод, війни та ін.).

За розрахунками вчених, до кінця палеоліту (приблизно 15–16 тис. років тому) кількість населення Землі сягла близько 3 млн чоловік.

З розвитком виробничих сил, переходом до землеробства і скотарства суттєво зменшився вплив природного середовища на людину. Був зроблений поштовх до зросту кількості населення, внаслідок чого 4–5 тис. років тому населення Землі складало орієнтовно понад 25 млн чоловік, а 3 тис. років тому – понад 50 млн (Брух С.И., 1986). Основна частина населення в той період розміщувалась у центрах стародавньої цивілізації – у Стародавньому Єгипті, Дворіччі, на Індо–Ганзькій низовині, у долинах Хуанхе та Янцзи, оазисах Середньої Азії.

Подальший інтенсивний зріст населення пов'язаний з використанням металів для виготовлення засобів виробництва, удосконаленням засобів землеробства і скотарства, застосуванням нових важливих технічних винаходів. Спеціалісти вважають, що на Землі жило 150–250 млн чоловік (кількість за 1 000 років збільшилась у 3–5 разів). Причому люди розміщувалися вкрай нерівномірно:

2/3 усього населення світу жило в Азії. Найбільші скупчення його виникли в Китаї (50 млн чоловік), країнах Південноазійського субконтиненту (35 млн) і в Римській імперії (48 млн). На той час, в Америці, Австралії з Океанією та на території колишнього Радянського Союзу проживало менше 6 % населення планети.

За 19 сторіч нашої ери кількість населення Землі зросла в 9,6 раза, причому за 15 сторіч – лише у 2,5 раза, а за останні 4 – у 3,8. Варто зазначити, що в окремі сторіччя через страшні епідемії кількість населення в окремих районах не тільки не зростала, а навіть зменшувалась.

За перші 1000 років нашої ери населення Землі збільшилось усього в 1,5 раза, а в Європі залишилось без змін. Основна частина населення, як і раніше, мешкала в Азії (135 млн чоловік, або понад 55 % людства). Значна частина населення Азії була зосереджена в Китаї, Індії, Турції, Ірані, Японії; в Європі – у Франції, Італії, Іспанії; в Африці – в Єгипті і Нігерії.

За наступні 500 років кількість людства зросла в 1,6 раза. Особливо швидко зростало населення в Європі і Росії (більш ніж у 2 рази), на Азіатському континенті, особливо в Японії (з 4,5 млн в 1000 році до 17 млн у 1500 році). Кількість населення Африки за цей час майже не змінилась.

Темпи приросту населення стали помітно зростати з XVI сторіччя, особливо в країнах капіталізму, де з ростом промислового виробництва, розвитком сільського господарства значно збільшилось виробництво продуктів харчування, значних успіхів досягла медицина. Все це не могло не позначитись на демографічній ситуації в регіонах.

Особливо різко збільшився приріст населення у другій половині XVI сторіччя в зв'язку з промисловою революцією у ряді західноєвропейських країн. Так, якщо в період з 1500 до 1750 року населення збільшилось менш ніж на 300 млн чоловік (щорічний приріст 2 %), то за 150 років (з 1750 по 1900 рік) – на 910 млн чоловік (зріст 4 % на рік), при цьому в другій половині XIX сторіччя приріст населення досяг 6 % за рік (різке зниження дитячої смертності при стабільній народжуваності).

У XX сторіччі населення Землі збільшилось більш ніж на 3 млрд чоловік, тобто майже в 2,9 раза. Найшвидше воно зростало в Латинській Америці (в 6,1

раза) та Африці (в 4,7 рази), найповільніше в Зарубіжній Європі (в 1,7 рази), колишньому Радянському Союзі (в 2,1 рази). Причина цього – міграції. Вони значно прискорили зріст населення в Західній півкулі, Австралії і Новій Зеландії. Мали значення і наслідки двох світових війн, особливо згубних для Зарубіжної Європи і колишнього Радянського Союзу. Демографічне становище СРСР погіршилось ще й внаслідок громадянської війни та проведення масових репресій у роки сталінізму. Найзначнішим був природний приріст населення у країнах третього світу. Тут показник був значно вищим, ніж у розвинутих країнах.

Про значне прискорення темпів приросту населення Землі протягом історії свідчать такі факти. За останнє тисячоліття населення збільшилось у 18 разів. При цьому для першого його подвоєння потрібно було 600 років, для другого – 230, для третього – понад 100 років, а для останнього – всього понад 40 років. На сьогодні кількість населення Землі більш ніж 6 млрд чоловік, і вона продовжує зростати.

З 1950 по 1983 рік населення світу збільшилось на 2 133 млн чоловік, або на 84,4 %, у тому числі населення Латинської Америки – на 136,4; Африки – на 135,5; Азії – на 94,7; Австралії й Океанії – на 89,6; Північної Америки – на 55,8; Радянського Союзу – на 51,4; Зарубіжної Європи – на 24,7. Середньорічний приріст населення планети склав 64,6 млн чоловік, у тому числі в 50-і роки – 53,3, в 1960-і – 66,7, в 1970-і – 70,3 і в 1980–1983 – 76,8 млн чоловік. У 1987 році населення Землі досягло 5 млрд чоловік. Для порівняння відмітимо, що в перші чотири десятиріччя XX століття середній приріст населення складав 16,6 млн чоловік на рік.

Відзначимо також, що наприкінці XIX – на початку XX сторіччя найбільший приріст населення спостерігався в Європі (висока народжуваність при відносно низькій смертності). У перші два десятиліття XX сторіччя такий тип відтворення населення спостерігався вже і в більшості країн Латинської Америки. В Європі в той же час значно знизилась народжуваність при незначному зменшенні смертності. В країнах Азії й Африки у зв'язку з високою смертністю (незважаючи на високу народжуваність) приріст населення був

незначним. Голод і смерть (особливо дітей до одного року) забирали мільйони людей.

Після закінчення першої світової війни починається демографічний вибух у країнах третього світу Африки й Азії.

Світова економічна криза 30-х років і підготовка до війни в Німеччині, Італії, Японії, воєнні дії в Ефіопії, Китаї та Іспанії призвели до суттєвого (до 1 %) зниження приросту населення. У деяких розвинутих країнах Європи відмічалось явище депопуляції (кількість смертей перевищувала народжуваність). На третину знизились темпи зросту населення у США та Азії. Ці процеси не торкнулись тільки країн Латинської Америки, де приріст населення становив близько 1,8 % на рік.

Друга світова війна завдала воюючим країнам страшних збитків. Величезні людські втрати і зменшення народжуваності призвели до того, що планета недолічилася, за дуже скромними підрахунками, 175 млн чоловік. У 40-і роки світовий приріст населення зменшився до 1 % на рік, а в Європі – до 0,3 %, і тільки у 1947 році кількість населення досягла тут довоєнного рівня, а в Радянському Союзі – тільки у 1955 році (у зв'язку з максимальними жертвами у Великій Вітчизняній війні).

Дещо скоротився приріст населення Азії та Африки. Тільки в країнах Америки й Австралії, яких практично не торкнулась друга світова війна, кількість населення стала зростати прискореними темпами.

Глобальний «демографічний вибух», який настав після другої світової війни, і якісно, і кількісно відрізнявся від усіх попередніх. Насамперед це пов'язано зі значним зменшенням смертності у багатьох країнах завдяки досягненням медицини (особливо епохи антибіотиків): народжуваність у цей період змінилась не дуже суттєво. Щорічний приріст населення збільшився майже всюди і до середини 60-х років досяг у середньому 2 %, а в ряді регіонів Центральної Америки, Азії й Африки перевищив 3 %. У період з 1950 по 1983 рік у 113 країнах світу кількість населення більш ніж подвоїлась, а в 31 країні Європи за цей період населення збільшилось тільки на 25 %. У цих країнах і сьогодні спостерігається стійке зниження темпів приросту населення. В останні роки в ряді країн Європи, які утворились після розпаду Радянського Союзу

(Україна, Росія, країни Балтії і Східної Європи), спостерігається явище депопуляції (смертність населення перевищує народжуваність). Аналогічна картина відмічається і в багатьох країнах Західної Європи (2/3 загальної кількості).

В Японії, США, Канаді, Австралії і Новій Зеландії в повоєнні роки різко знизився приріст населення, а народжуваність впала до 13–16 на 1 000 (15 народжених на 1000 вважається критичним показником, при якому відмічається просте відтворення населення).

В Азії темпи приросту населення зменшились з 2,2 в 60–х до 1,8% на початку 80–х років. Тільки у південно–західній Азії (арабські країни) темпи приросту залишились високими: на їх частку припадало на початку 80–х років 61,5 % всього приросту населення на планеті.

Незмінним і досить високим залишався приріст населення в Латинській Америці.

З середини 60–х років за темпами приросту населення на перше місце у світі вийшла Африка. Тут при стабільній народжуваності різко, більш ніж у 1,5 раза, зменшилась смертність населення. Це забезпечило континентові стабільні темпи зросту кількості населення. Дані статистики свідчать, що основна частина приросту населення на планеті належить країнам третього світу. Сьогодні вони дають 70,5 з 76,8 млн світового приросту населення.

Внаслідок нерівномірного приросту населення у різних регіонах Землі змінилась і їх частка в загальній кількості населення планети. Так, населення Латинської Америки більш ніж подвоїлось, тоді як Зарубіжної Європи – зменшилось більше ніж на 40 %.

Основні причини демографічного вибуху такі:

- різко скоротилась дитяча смертність (особливо у віці до одного року) у країнах третього світу, які дають максимальні показники народжуваності;
- зросла середня тривалість життя населення;
- смертність перемістилась із пререпродуктивної групи до пострепродуктивної і перестала виступати як обмежуючий фактор народжуваності;

· зріс демографічний потенціал за рахунок збільшення відсотка молодих людей у країнах третього світу.

Населення на порозі XXI сторіччя

Окремі вчені, як і експерти ООН, прогнозували збільшення кількості населення Землі в 2–3 рази з 1980 по 2000 рік. Але ці прогнози не підтвердились. Замість очікуваних 10–15 млрд, чоловік кількість населення Землі в 1997 році досягла тільки 5 млрд. Темпи приросту населення у світі знизились і складають щорічно (в абсолютних числах) 75–77 млн чоловік. Передбачається, що до кінця XXI сторіччя вони зростуть до 90 млн чоловік.

Середня тривалість життя в розвинутих країнах буде 73,7 року, а в країнах, що розвиваються, ~ 62,5 року. Тривалість життя жінок до 2000 року в розвинутих країнах буде на 7,3 року більшою, ніж у чоловіків, а в країнах, що розвиваються, – на 2,5 року.

За науково обґрунтованими прогнозами ООН, населення Землі до 2025 року досягне 8 млрд чоловік, а частка міського населення – 65 % (у розвинутих країнах – 85, у країнах, що розвиваються, – 61 %). Спеціалісти вважають, що до середини XXI сторіччя населення Землі може досягти 9, а до

2095 року – 10,2 млрд чоловік. На цьому рівні можна очікувати практично повне припинення зросту кількості населення планети.

Підводячи деякі підсумки, можна сказати, що успіхи науково–технічної революції в ряді країн світу не вирішили всіх проблем людства, а деякі з них навіть посилили. Успіхи медицини дозволили ліквідувати ряд інфекційних захворювань і значно скоротити дитячу смертність. Проте негативні наслідки науково–технічної революції призвели до забруднення навколишнього середовища, до погіршення здоров'я населення. Зріст темпів роботи і життя призвів до збільшення числа серцево–судинних захворювань, травматизму, злоякісних новоутворень.

У зв'язку з нерівномірністю розвитку промисловості в різних країнах використання трудових ресурсів ускладнюється (в одних країнах – надлишок робочої сили, в інших — її не вистачає). Надмірно швидкий ріст міст створив великі поселення, цілком відірвав їх від початкового середовища існування.

Створились диспропорції у концентрації сільського населення. Життя висунуло на перший план проблему народонаселення. Це призвело до того, що в більшості країн світу ведеться цілеспрямована демографічна політика. Її мета – навмисна зміна кількісних параметрів у процесі відтворення населення.

Вирішення проблеми народонаселення. Зниження народжуваності

Досвід людства свідчить, що зубожіння народу призводить до виснаження навколишнього середовища, оскільки народ намагається всілякими засобами вижити. Виснажене природне середовище може тільки підтримати злиденне існування людей. Коло замкнулось. Щоб вирватись із нього, фахівці ООН вважають за необхідне: покращання життя населення, захист навколишнього середовища, регулювання народжуваності.

Розглянемо, які можливості має людство для вирішення цих завдань.

Група експертів ООН з проблем народонаселення зробила ретельний аналіз ситуації і дійшла висновку: якщо народонаселення буде й надалі продовжувати зростати такими ж темпами, то досягнення економічного розвитку суспільства будуть зведені нанівець. Необхідно суттєво знизити народжуваність. Досвід останніх 20 років показує, що це можливо, якщо здійснити адекватні заходи у плануванні сім'ї і в галузях охорони здоров'я та освіти незалежно від економічної ситуації. Крім того, як лідери країн, що розвиваються, так і просто громадяни відчували на собі «плоди» демографічного вибуху. Тому такі програми стали сприйнятливішими і з'явилась певна зацікавленість у їх реалізації.

Більше ніж 100 країн, що розвиваються, на які припадає 95 % населення Землі, сьогодні здійснюють програми з планування сім'ї. Керівники цих країн надають цьому питанню першорядну увагу (Нейл Б., 1993). Завдання розвинутих країн – надати їм можливу підтримку, особливо молоді (до 20 років), на яку припадає більше половини населення цих країн. Від рівня її освіти й розуміння проблеми залежить майбутнє планети.

Справа в тому, що молодь одержує у «спадщину» від важкого аграрного минулого своїх країн прагнення до великої сім'ї. Вона вважає, що це успіх у

боротьбі за існування. В нових умовах важливо зрозуміти, що двоє–трьох здорових дітей скоріше забезпечать їм спокійну старість та економічну підтримку, ніж численні хворі й неосвічені нащадки.

Опитування спеціалістів ООН, які були проведені в 61 країні, що розвивається, в період з 1972 по 1984 рік, показали, що 50 % жінок не хочуть мати більше дітей, а 25 % хотіли б відкласти свою вагітність на 2 –3 роки. Жінки розвинутих країн отримують інформацію про планування сім'ї автоматично, тоді як у країнах, що розвиваються, жінки не мають ніякого уявлення про програми планування сім'ї. Вони не мають елементарних уявлень про процес розмноження, а тим більше про контроль народжуваності і про використання контрацептивів. Важливим завданням є необхідність дати їм ці знання до вступу в статеве життя і забезпечити їх протизаплідними засобами. Ефективність планування сім'ї, охорона здоров'я і освіта

На сьогодні діяльність служб планування сім'ї проводиться за такими напрямками:

- а) консультації подружніх пар з біології розмноження і раціонального використання різних контрацептивів;
- б) забезпечення протизаплідними засобами;
- в) консультації з питань здоров'я матері й дитини;
- г) ознайомлення з користю для здоров'я перерв між вагітностями і доцільністю вигодовування дітей материнським молоком;
- д) основні знання про аборти як небажані, хоч в окремих випадках необхідні, засоби і про їх безпеку в умовах лікарні.

Охорона здоров'я й освіти є могутніми факторами успіху в плануванні сім'ї, оскільки здоровим і освіченим нащадкам легше знайти собі місце під сонцем і забезпечити гідну старість батькам. Це стає зрозумілим бідній частині суспільства. Вони починають розуміти, що прагнення до великої сім'ї суперечить можливості дати здоровим дітям належну освіту. Доступність освіти для жінок відкриває перед ними нові горизонти, і вони починають усвідомлювати, що їх функція значно ширша, ніж виношування дітей.

Таїланд може бути добрим прикладом успішної діяльності служб планування сім'ї. У цій країні в період з 1960 по 1990 рік коефіцієнт народжуваності знизився з 7 до 2,4. Відсоток статевозрілих таїландців, які використовують сучасні протизаплідні засоби, сьогодні один з найвищих у світі (на рівні США).

Ряд країн, що розвиваються, як доповнення до програм планування сім'ї вводять додаткові системи стимулів і санкцій, які регулюють народжуваність. Типовим прикладом може бути найбільша за кількістю населення країна світу – Китай. Була поставлена мета – сім'я з однією дитиною. Такі сім'ї мали цілу систему соціальних і медичних пільг. Санкції за надмірну кількість дітей передбачали повернення раніше отриманих пільг, різні штрафи. Програма виявилась досить ефективною. У період з 1970 по 1993 рік коефіцієнт народжуваності в Китаї знизився з 4,5 до 2,4. Проте такі програми повинні враховувати настрій населення. Інакше це може призвести до соціального протесту. Так, в Індії уряд був повалений внаслідок здійснюваної ним політики стерилізації населення.

Програми планування сім'ї при безперечній їх ефективності потребують суттєвих витрат на їх здійснення: за оцінками спеціалістів, вони склали у 1989 році 2,4 млрд доларів і до 1998 досягнуть 4,1 млрд доларів на рік. Але це мізерні суми порівняно з тим, що витрачає щорічно світ на озброєння (понад 1 трлн доларів на рік). Вони незначні на фоні деградації навколишнього природного середовища та шкоди від голоду.

Зараз програмами планування сім'ї займаються: фонд ООН по роботі в області народонаселення, Міжнародна федерація по плануванню народження дітей. Міжнародна допомога у плануванні сім'ї «Дитячий фонд» та ін.

Спостерігається деяке сповільнення темпу зростання чисельності населення в наш час. Тому є надія, що, можливо, чисельність населення стабілізується і становитиме приблизно 10–12 млрд чоловік. Проте й така кількість населення буде надзвичайно великою. Спостерігається значне перенаселення планети. За цим показником рекорд належить Єгипту, де на площі 35000 км² (долина Нілу)

проживає 35 млн чоловік, що відповідає густоті населення 1000 мешканців на 1 км². У Нідерландах, Японії, Індонезії, Бангладеш густота населення становить понад 300 мешканців на 1 км².

Катастрофічне зростання населення планети може призвести до масового голодування. Вже нині майже кожний четвертий мешканець планети голодує, щороку від голоду помирає близько 20 млн дітей. У багатьох районах не вистачає питної води. Вирубування лісів, ерозія ґрунтів, катастрофічне забруднення біосфери невинно супроводжуватимуться вимиранням та зникненням багатьох видів тварин і рослин. А інакше бути не може, оскільки, згідно з законом константності біосфери В. Вернадського, кількість живої речовини в біосфері стала і при збільшенні чисельності людей (одного виду) зменшуватиметься чисельність інших видів.

2. Демографічна криза в Україні: коротка характеристика причин, проявів та наслідків

Демографія є чутливим індикатором економічного стану держави, рівня добробуту і здоров'я населення, а народ має бути усвідомленим, куди ведуть його політичні та урядові керівники, на що можуть розраховувати наступні покоління.

А тим часом нас в Україні стає все рідше : 1991 року померло більше, ніж народилося (понад 36 тисяч осіб). У 1992 році ця різниця перевищила 100 тисяч, а минулого 1993 року перейшла межу 180 тисяч.

Україна за кількістю населення займає в Європі шосте місце, нараховуючи на початку 1994 року – 52,1 мільйона.

Кількість смертей населення в Україні перевищила кількість народжених, але чисельність населення в Україні не зменшується завдяки міграційному потокові в Україну, який особливо зріс за останні 4 – 5 років. Якщо у 1979 – 1988 роках позитивне сальдо міграції населення України становило пересічно 15,5 тисяч осіб на рік, то в 1992 році воно становило 288,1 тисячі у 1989 – 1992 роках став вагомим для України ще такий демографічний показник, як сальдо

зовнішньої міграції, що до того часу практично був нульовим., а за вказані роки налічував – 91,9 тисячі осіб. Покидали Україну головним чином євреї, у меншій кількості – німці, греки.

Міграція є визначальним чинником збільшення чисельності населення. Мала вона значення і для зменшення кількості сільського населення, але в цьому випадку визначальним було зменшення природного приросту, який в 2,1 рази перевищував значимість переселення селян. Вищезгаданому приросту кількості сільського населення в 1992 році на 13 тисяч сприяло головним чином позитивне сальдо міграції.

Останніми роками спостерігається зменшення міграційної рухливості населення України. Зрозуміло, що найвищою вона є серед працездатного населення, особливо у віці 16 – 29 років (найвища у віці 17 років з поступовим зменшенням після 21 року життя).

Вихід з демографічної кризи, в якій опинилася Україна і яка має схильність до поглиблення, можливий за рахунок збільшення народжуваності, зменшення смертності, продовження життя.

Демографічна ситуація в українському селі

Демографічна ситуація, в якій опинилося українське село, безперечно, є невіддільною від загальнодержавної, яка, що загальновідомо, на сьогодні вкрай незадовільна. Та характеристика демографії села на тлі всезагального її стану, на тлі міста опукліше виявляє її негаразди.

Найбільша кількість населення в Україні була зафіксована в 1993 році – 52,2 мільйона. 1996 року з 50 893,5 тисяч населення України мешканці сільської місцевості становили 32,2 % (порівняно з переписом 1989 року, на 0,9 % менше).

Крім характерного для всієї України погіршення соціально – економічних умов як причини зниження народжуваності, окремого розгляду заслуговує становище української селянки. Перевантаженість тяжкою працею, низький рівень соціальної інфраструктури села, побутового обслуговування призводять

до ураження селянки як особистості, як людини, негативно відбиваються на її особистому розвитку

Порівняно з міською місцевістю (24,04 роки) селянки народжують дітей в дещо молодшому віці (23, 68).

Сільська місцевість, порівняно з міською, значно більше потерпає від демографічного навантаження: на 1 000 осіб працездатного віку в селі припадає дітей – 444, осіб непрацездатного віку – 597, в місті відповідно – 350 і 336. Демографічне навантаження в Україні загалом постійно зростає, головним чином, зрозуміло, за рахунок осіб непрацездатного віку, що свідчить про старіння населення, притаманне переважній більшості країн світу.

Вкорочення тривалості життя і зростання смертності в Україні відбувається в результаті значного підвищення захворюваності. Щодо сільського населення, то, порівняно з міським, причинами смерті частіше є менінгококові інфекції, хвороби нервової системи і органів чуття, вроджені аномалії і особливо – новоутворення (із значним переважанням злоякісних у чоловіків); у 2 – 3 рази частіше вмирають селяни від захворювань органів дихання та серцево – судинної системи.

У сільській місцевості величини захворюваності були ще на половину меншими, ніж у міській, хоча насправді, як показали цілеспрямовані дослідження, захворюваність на хронічний гломерулонефрит у селі на 30 % вища, ніж у місті.

Отже рівень медичної допомоги в умовах села та ставлення селян до свого здоров'я призводять до того, що захворювання значною мірою не виявляються. Нинішня злиденність медичної допомоги і медицини загалом в Україні відчутна для хворих і не менше для медиків.

Демографічні процеси в Україні вимагають пильнішого ставлення до них з боку владних структур усіх рівнів. І насамперед стосується сільської місцевості. Індустріальні методи ведення сільського господарства (хімізація, технізація) вимагають підвищення безпеки праці, село вимагає підвищення рівня інфраструктури, побуту, охорони здоров'я, з наданням пріоритетності

первинній ланці медико – санітарної допомоги, сільська жінка вимагає турботи як мати, як вихователька молодого покоління. І якщо призупинити демографічну кризу неможливо збільшенням народжуваності, то треба всіляко підвищувати фізичну і моральну якість дітей – майбутніх громадян.

Демографічна ситуація в Україні постійно погіршується. Це загрожує знелюдненням сільської місцевості, зменшенням питомої ваги людей працездатного віку, труднощам із забезпеченням обороноздатності країни тощо. Без проведених глибоких соціально – економічних реформ, ліквідації колгоспів і передачі землі в приватну власність тим, хто її обробляє, реалізації ефективної демографічної політики держави демографічна ситуація в Україні буде погіршуватися й надалі. Вирішальну роль у виправленні такого становища може відіграти лише держава, сприяючи росту національної свідомості українського народу, відновлюючи традиційні родинні цінності української нації, матеріально і морально підтримуючи сім'ї, в яких народжується і виховується по 3 і більше дітей.

Велике значення має відновлення зруйнованого комуністичним режимом генофонду української нації створенням сприятливих умов для багатодітних сімей і забезпечення державою виховання їхніх дітей у дусі традиційних цінностей української нації, вивчення рідної мови, культури, звичаїв, поваги до батьків і, зокрема, звертання до них на “ Ви “. Все це дозволить покращити демографічну ситуацію в Україні, яка є найгіршою в світі і загрожує самому існуванню української нації і держави.

Тема 4

БІОСФЕРА. НООСФЕРА

1. Поняття про біосферу. Компоненти біосфери (Повітряне середовище. Водне середовище. Ґрунт). Закон фізико–хімічної єдності живої речовини. (В. І. Вернадський).
2. Біота як основний компонент біосфери. Функції живої речовини у біосфері (В. І.Вернадський). Закон історичної необоротності. Закон Ешбі. Основний закон константності біосфери.
3. Основні етапи еволюції біосфери.
4. Розвиток біосфери у ноосферу. Закон необоротності еволюції (Л.Долло).

1. Поняття про біосферу. Компоненти біосфери (Повітряне середовище. Водне середовище. Ґрунт)

Біосфера (грец. «біос» – життя, «сфера» – сфера, куля) – уявна оболонка Землі, яка включає частини атмосфери, гідросфери і літосфери, заселені живими організмами. Важливою особливістю біосфери є її злитість з іншими геосферами Землі. З усіх сфер Землі літосфера і гідросфера найтісніше пов'язані з життям. Так, осадові породи Світового океану і ґрунти літосфери є сумішшю живої й неорганічної речовин. Ця суміш спостерігається в усіх сферах Землі і утворює найактивнішу плівку життя, яку називають біосферою. Загальна протяжність біосфери за радіусом Землі складає близько 40 км. Остання охоплює верхню частину літосфери, всю гідросферу і нижню частину атмосфери – тропосферу. Нижня межа простягання біосфери лежить на 23 км вглиб суші та на 1–2 км нижче дна океану, на верхній частині тропосфери – 20–22–25 км.

Основна маса живої речовини, наявність якої відрізняє біосферу від інших геосфер, зосереджена в порівняно невеликому прошарку – біостромі. Біострома лежить на поверхні суходолу та охоплює верхні шари водойм. У цій зоні знаходиться 98% всієї живої речовини планети.

Межі біосфери зумовлюються цілою низкою факторів. Важливою причиною нерівномірного розміщення живих організмів в атмосфері є наявність сил гравітації та космічне випромінювання. Існуванню живих

організмів на великих глибинах літосфери заважає висока температура земних надр. У гідросфері живі організми зустрічаються і на максимальних глибинах.

Сучасна біосфера характеризується стабільністю та високою надійністю функціонування. Вона досить успішно гасить більшість внесених в неї збурень. Стабільність біосфери є наслідком високого рівня організованості, цілісності й структурованості.

Цілісність біосфери забезпечується багатьма механізмами. Її структуру підтримує наявність різноманітних живих організмів, що постійно взаємодіють між собою. Прямі та зворотні зв'язки між продуцентами, консументами та редуцентами є потужною об'єднуючою силою біосфери.

У межах біосфери розвивається жива матерія, тут сформувалося людство. Необхідність цілісного розуміння біосфери та вивчення закономірностей її існування є актуальною проблемою сучасної науки. *Ю.Р.Шеляг–Сосонко, В.С.Крисаченко та Я.І.Мовчан* (1991) цілком обґрунтовано підкреслювали необхідність виділення окремої науки про біосферу – біосферології.

Перші уявлення про біосферу як «зону життя» належать французькому натуралісту Ж. Б. Ламарку (1802). Термін «біосфера» вперше запропонував у 1875 р. австрійський геолог Е. Зюсс. Науково обґрунтував учення про біосферу в 1926 р. видатний український учений, засновник і перший президент Академії наук України В. І. Вернадський. Він довів, що живі організми мають вирішальний вплив на всі геологічні процеси, які формують обличчя Землі. Саме життєдіяльністю живих організмів зумовлюється хімічний склад атмосфери, концентрація солей у гідросфері, утворення й руйнування гірських порід, утворення ґрунтів тощо. Живі організми не тільки пристосовуються до умов зовнішнього середовища, а й активно їх змінюють.

Усю сукупність живих організмів у біосфері В. І. Вернадський назвав «живою речовиною», яка складає єдину термодинамічну систему (оболонку, простір) та в якій зосереджується життя і відбувається постійна взаємодія всього живого з абіотичними умовами середовища. Як основні характеристики живої речовини він розглядав масу (біомасу), хімічний склад і енергію.

Основними компонентами біосфери є:

1) жива речовина – рослини, тварини та мікроорганізми;

2) біогенна речовина – органічні та органомінеральні продукти, створені живими організмами впродовж геологічної історії: кам'яне вугілля, горючі сланці, торф, нафта та ін.;

3) нежива (косна) речовина – гірські породи неорганічного походження і вода, які являють собою субстрат або середовище для проживання живих організмів;

4) біокосна речовина – результат синтезу живої та неживої речовин: осадові породи, кора вивітрювання, ґрунти, мули (підводні ґрунти);

5) радіоактивне, електромагнітне та інші види випромінювання; космічна речовина (метеорити та ін.).

Згідно із законом фізико–хімічної єдності живої речовини (сформульованим В. І. Вернадським) уся жива речовина має єдину фізико–хімічну природу. Шкідливе для однієї частини живої речовини не може бути байдужим для іншої. Будь–які фізико–хімічні агенти, смертельні для одних організмів, шкодять і іншим.

Атмосфера. Газова частина біосфери представлена атмосферою. Її загальна маса дорівнює $5,2 \times 10^{15}$ т. Основу атмосфери складає азот. Його в ній утримується 78% за об'ємом. У значній кількості представлений кисень (20,95%), є вуглекислий та інші гази. В атмосфері завжди присутня водяна пара, основна частина якої (86%) утворюється при випаровуванні з поверхні океанів та суходолу. З висотою газовий склад атмосфери змінюється мало, тільки помітно зменшується кількість водяної пари.

В екваторіальних широтах атмосфера поглинає більше сонячної енергії, ніж у високих широтах. Енергія, що поглинається атмосферою, є джерелом глобального переміщення повітряних мас, які, в свою чергу, визначають клімат.

Життєво важливий озоновий шар атмосфери, що розташований на висоті 20–25 км. **Озон** – це особлива форма кисню – O_3 . Шар озону у верхній частині атмосфери порівняно малопотужний (при нормальному тиску його товщина була б рівною 3 мм), але він виконує найважливішу для життя функцію – перехоплення ультрафіолетових променів сонячного випромінювання, яке дуже небезпечно для живих організмів, зокрема тим, що викликає порушення ДНК та призводить до появи небажаних генетичних мутацій. Сучасне активне вивчення

озонового шару атмосфери є наслідком реалізації програми дослідження впливу вихлопних газів надзвукових літаків типу «Конкорд» на стратосферу. Було встановлено, що вихлопні гази безпечні, але з'ясувалося, що озон активно руйнується молекулярним хлором, який є у фреонах, що широко застосовуються в промислових та побутових холодильних установках. Фреони, підіймаючись у верхні шари атмосфери, розкладаються, виділяючи хлор, який руйнує озон.

Озонометрія, що виконується протягом останніх 25 років, показала, що за період спостережень втрати озону склали 3% від його початкової кількості. Нібито це небагато, але такої втрати виявилось достатньо, щоб на певних ділянках озоновий шар втратив цілісність і утворилися «озонові дірки». У 1987 році в Монреалі на міжнародній конференції 36 країн світу підписали протокол зобов'язань щодо скорочення на 50% виробництва речовин, що руйнують озон. Це тимчасові заходи, оскільки механізми формування та збереження озонового шару атмосфери до кінця ще не вивчені.

Важливість атмосферних параметрів для клімату та погоди загально відома. Практична необхідність прогнозування погоди та оцінки вікових тенденцій зміни клімату призвели до організації спеціальної метеорологічної служби.

За високої розрідженості атмосфери живі організми не можуть знаходитися в ній постійно. Утримання в атмосфері за рахунок польоту вимагає значних затрат енергії. Здатність до тривалого ширяння в атмосферному повітрі мають тільки одноклітинні мікроорганізми та деякі види птахів. Для наземних організмів корисними властивостями атмосфери є її прозорість щодо сонячного випромінювання.

Гідросфера сформована в основному з води. Вона з'явилася на планеті десь 4 млрд. років тому за рахунок процесу диференціації речовин. До початку фанерозоя утворився **Світовий океан**. В еволюції гідросфери відбулися два великих переломних моменти. Перший був пов'язаний з виходом рослин на суходіл. Оскільки поверхня випаровування листя суходільних рослин швидко зростала і привезла до зростання втрат води (що порівнювалося до випаровування з поверхні океану), то живі організми в результаті цього суттєво трансформували кругообіг води.

Другий переломний етап у розвитку гідросфери був викликаний вирубкою лісів та розорюванням ґрунтів для організації агроєкосистем. Ліси витрачають на випаровування 90% енергії сонця, що поглинають, а рілля – тільки 40%.

Вирубкування лісу та розширення орних земель зменшили випаровування на континентах приблизно в 2 рази, що дало поштовх початку процесам запустелювання. Швидкість запустелювання в наш час складає, за В.Г.Горшковим та К.С.Лосєвим (1992), 20 га за 1 хвилину.

Вода надзвичайно важлива для живих організмів. У загальній кількості води планети, що дорівнює 1 млрд. 7 млн. тонн (або м^3), 96,5% припадає на морську. На материках зосереджено тільки 3,5% загальних запасів води. Прісної води в світі нараховується 35 млн. км^3 , з них 30 млн. км^3 води утримується в льодовиках.

Площа Світового океану складає 361,3 млн. км^2 , що перевищує 70% поверхні планети. Вода океанів та морів солоні. Середня солоність сягає 35 г/л. Солоність залежить, від випаровування та кількості опадів. На солоність невеликих морів впливає приток прісної води з рік Тому вона, наприклад, висока в Червоному морі та низька в Балтійському Вода океанів та морів постійно переміщується за рахунок вертикальних та горизонтальних течій. У морській воді мало біогенних мінеральних речовин (особливо фосфору), і цей фактор є основним в обмеженні біопродукції автотрофних водяних рослин. Кількість розчиненого у воді вуглекислого газу лімітує фотосинтез менше.

Води Світового океану мають високу теплоємність. Світовий океан поглинає 80% всієї сонячної радіації, що досягає поверхні планети. Поглинальна здатність океанів складає 90 ккал/ см^2 в рік, а суходолу – тільки 50 ккал/ см^2 в рік. Природно, що основна частина тепла поглинається океанами в тропіках. У помірних та крайніх північних та південних широтах, навпаки, йде віддача тепла в атмосферу. Океан – це важлива «фабрика» погоди на планеті та основний стабілізатор середньої температури Земної Кулі. За відсутності Світового океану на континентах при зміні сезонів виникали б досить різкі коливання температур, мало сумісні з існуванням живих організмів.

Світовий океан виконує й іншу роботу в біосфері. У холодних областях вода поглинає вуглекислий газ з атмосфери, а в теплих – йде його виділення. У

цілому Світовий океан дуже важливий для планетарного обміну речовин та обміну енергією.

Моря та прісні води є середовищем життя багатьох видів організмів. Вода – щільне середовище і живі організми знаходяться в ній або в завислому стані, або підтримують себе в потрібному їм шарі води шляхом активного плавання. Життям пронизана практично вся товща гідросфери. У Світовому океані синтезується 21 млрд. тонн органічних речовин. Це в основному біомаса фітопланктону. Завдяки автотрофним морським організмам, океани продукують вільний кисень. Його вихід з океанів оцінюється в 61 млрд. тонн на рік.

Континентальні води в основному прісні. Їхня солоність не перевищує в середньому 1–2 г/л солей. На континентах гідросфера представлена річками та озерами. У ріки суходолу стікає приблизно половина тієї кількості води, що випадає на суходіл у вигляді опадів. В Україні загальний стік води в ріках становить 87 млрд. тонн в рік.

Для гідросфери досить важливе співвідношення рідкої та замерзлої (лід) води. Воно визначається температурними умовами. Нині під льодом знаходиться до 10% поверхні суходолу. Сукупність всього льоду планети В.І.Вернадський називав кріосферою. Потужність кріосфери не стабільна. Упродовж довгих періодів при змінах клімату в тих чи інших регіонах планети може переважати утворення льоду. Він починає вкривати поверхню ґрунту та формувати цілорічний льодовиковий щит. Такі періоди в історії Землі отримали назву льодовикових.

В останню льодовикову епоху площа льодовиків в Європі збільшилася у 2 рази, а в епоху максимального зледеніння – в 4 рази. При цьому південна межа льодовика проходила на 48° п.ш.

Літосфера утворена гірськими породами. На виходах гірських порід безпосередньо можуть жити тільки деякі організми – лишайники, водорості. Для життя необхідний ґрунт, що утворюється як суміш мінеральних речовин, які виникають при руйнуванні гірської породи та органічних речовин – продуктів життєдіяльності організмів. Для формування ґрунту особливо важливі мікроорганізми та коріння рослин,

Поняття про ґрунт як біокосне тіло природи було вперше сформульоване В.В.Докучаєвим. Ще наприкінці XIX століття він підкреслював, що ґрунти виникають у результаті тісної взаємодії між водою, повітрям, гірськими породами та живими організмами. Ґрунт – головне середовище життя наземних рослин і важлива структурна частина біосфери. **Родючість** ґрунтів визначається сполученням багатьох фізичних та хімічних властивостей. Вона залежить від кількості в ґрунтах гумусу, від наявності біогенних макро- та мікроелементів, від вологості ґрунту, від її кислотності і т.п.

Серед інших параметрів ґрунту не останнє місце посідає його **вологість**. Вона визначається співвідношенням кількості опадів та випаровування. Вважають, що при кількості опадів менш ніж 250 мм на рік формуються пустелі, при 250–750 – савани, степи, лісостепи та ліси, а при кількості, більшій за 1 250 мм – вологі ліси та болота. В Україні основні опади надходять від Атлантичного океану, Середземного та Чорного морів. Найбільш зволожені ґрунти в Західній Україні.

У цілому треба зазначити, що всі оболонки Земної Кулі (геосфери) активно взаємодіють між собою, обмінюючись речовиною та енергією.

2. Біота як основний компонент біосфери. Функції живої речовини у біосфері (В. І.Вернадський). Закон історичної необоротності. Закон Ешбі. Основний закон константності біосфери

За останніми оцінками, жива речовина складає 18×10^9 тонн. *К.М.Ситник* та *С.П.Вассер* (1992) вважають, що на Землі існують 1 447 609 видів живих організмів. На думку інших дослідників, їх набагато більше – можливо, 80 млн. видів. Повнота виявлення живих організмів неоднакова в різних царствах. Види судинних рослин виявлені на 80%, мохів на 70%, водоростей на 50%, грибів – тільки на 1 – 10%, членистоногих – на 3 – 20%, монер – на 15 – 20% та вірусів всього на 5%.

Унікальна роль живої речовини в біосфері полягає в її високій біогеохімічній активності, Жива речовина автотрофних організмів здійснює поглинання сонячної енергії та її перетворення в енергію хімічних зв'язків. Сукупна біогеохімічна активність живої речовини призвела до значної зміни

газового складу атмосфери, в результаті чого атмосфера відновного типу перетворилася в атмосферу окислювального типу зі значним вмістом кисню. За рахунок діяльності біосфери на Земній Кулі сформувався озоновий екран, який перехоплює більшу частину жорсткого космічного випромінювання та створює сприятливі умови життя на поверхні планети. Жива речовина змінила гірські породи та сприяла появі нових видів (вапняки та ін.). Життєдіяльність рослин, тварин та мікроорганізмів спричинила появу ґрунту.

Жива речовина планети є ініціатором та рушієм біогеохімічних циклів речовин. Велике значення в цьому має розмноження організмів, яке В.І.Вернадський називав «розтіканням» живої матерії, її «прагненням до всюдності».

Для всієї живої речовини біосфери характерна майже абсолютна кіральна чистота. Кіральність – це особлива властивість органічних молекул існувати в двох оптично ізомерних формах: D (правих) та L (лівих). Ізомерія була відкрита ще в 1848 році французьким вченим Л.Пастером. При синтезі органічних речовин у лабораторних умовах D– та L–форми утворюються в рівних кількостях: 50% на 50%. Якби, наприклад, штучно отриману L– форму амінокислоти зберігати протягом деякого часу, тоді частина її молекул самовільно перейде у D–форму і, таким чином, виникне зрівноважена суміш лівого та правого полімерів.

Сучасні дослідники показали, що всі органічні молекули, що входять до складу живої речовини, зокрема цукру та амінокислот, належать виключно до L–форм. D–цукри знаходяться тільки в молекулах нуклеїнових кислот. Така кіральна чистота органічної речовини в живих організмах свідчить, що її механізм сформувався на певному й досить ранньому етапі виникнення життя на Землі і відтоді підтримується при біогенезі живої матерії.

Матеріали, отримані В.І.Гольданським (1986), показали, що кіральна чистота живих істот є необхідною умовою для редуплікації ДНК при передачі спадкової інформації від одного організму до іншого. Глобальний антропогенез та забруднення біосфери сторонніми для неї оптичними ізомерами ксенобіотиків представляють певну загрозу для вихідної кіральної чистоти живої матерії. Наслідки можливих порушень кіральної чистоти поки що важко передбачити.

До унікальних особливостей живої речовини, які зумовлюють високу перетворювальну діяльність, належать такі:

1.Здатність швидко освоювати весь вільний простір. Це пов'язано як з інтенсивним розмноженням, так і зі здатністю організмів інтенсивно збільшувати поверхню свого тіла або утворюваних ними співтовариств.

2.Рух не тільки пасивний (під дією гравітаційних сил тощо), а й активний. Наприклад, проти течії води, сили гравітації, руху повітряних потоків тощо.

3.Стійкість за життя і швидке розкладання після смерті (включення в колообіги).

4.Висока здатність пристосовуватися (адаптація) до різних умов і в зв'язку з цим освоєння не лише всіх середовищ життя (водного, наземно–повітряного, ґрунтового і організменого), а й надзвичайно важких за фізико–хімічними параметрами умов.

5.Надзвичайно велика швидкість перебігу реакцій. Вона на кілька порядків (у сотні, тисячі разів) більша, ніж у неживій речовині. Наприклад, гусінь деяких комах переробляє за день поживи в 100–200 разів більше за масу їхнього тіла. Дощові черв'яки за 100–200 років пропускають через свої організми весь однометровий шар ґрунту. За уявленнями В. І. Вернадського, практично всі осадові породи завтовшки до 3 км на 95–99 % перероблені живими організмами. Навіть такі колосальні запаси води, що містяться в біосфері, розкладаються в процесі фотосинтезу за 5–6 млн років, карбонатна кислота проходить через живі організми в процесі фотосинтезу кожні 6–7 років.

6.Висока швидкість оновлення живої речовини. Підраховано, що в середньому для біосфери оновлення живої речовини становить 8 років, тоді як для суші – 14 років, а для океану, де переважають організми з коротким періодом життя (наприклад, планктон), – 33 дні. В результаті високої швидкості оновлення живої речовини за всю історію існування життя загальна маса живої речовини, яка пройшла через біосферу, приблизно в 12 разів перевищує масу Землі. Тільки незначна її частина (частки відсотка) законсервовані у вигляді органічних решток (за В. І. Вернадським, «пішла в геологію»), решта ж включилась у процеси колообігу.

Усі перелічені та інші властивості живої речовини зумовлюються концентрацією в ній значних запасів енергії.

Уся діяльність живої речовини в біосфері зводиться до кількох основних функцій. Це насамперед *енергетична*, яка пов'язана з накопиченням енергії в процесі фотосинтезу, передавання її по ланцюгу живлення та розсіюванням. *Газова функція* – це здатність змінювати й підтримувати певний газовий склад середовища проживання. Так, включення вуглецю в процеси фотосинтезу, а потім у ланцюги живлення зумовлюють акумуляцію його в біогенній речовині (органічні рештки, вапняки тощо). В результаті цього відбувається поступове зменшення вмісту вуглецю та його сполук, передусім оксиду карбону (IV) в атмосфері з десятків відсотків до 0,03 %. Це саме стосується й накопичення в атмосфері кисню, синтезу озону та інших процесів.

Окисно-відновна функція пов'язана з інтенсифікацією під впливом живої речовини процесів як окиснення, завдяки збагаченню середовища киснем, так і відновлення, насамперед у тих випадках, коли відбувається розкладання живих речовин за дефіциту кисню. Відновлювальний процес зазвичай супроводжується утворенням і накопиченням гідрогенсульфіду, а також метану. Це робить нежиттєпридатними глибинні прошарки боліт, а також значні природні товщі вод (наприклад, у Чорному морі).

Концентраційна функція пов'язана зі здатністю організмів концентрувати в своєму тілі розсіяні хімічні елементи. Це сприяє підвищенню їх вмісту порівняно з навколишнім середовищем на кілька порядків. Наприклад, у тілі окремих організмів вміст мангану збільшується в мільйони разів. Наслідком концентраційної діяльності організмів є утворення покладів горючих копалин, вапняків, рудних родовищ тощо.

Деструктивна функція – це руйнування організмами та продуктами їх життєдіяльності, в тому числі й після їх смерті, як власне решток органічної речовини, так і косної речовини. Основний механізм цієї функції пов'язаний з колообігом речовин. Найістотнішу роль тут виконують редуценти – деструктори (гриби, бактерії).

Транспортна функція пов'язана з перенесенням речовини та енергії в результаті активного руху організмів. Такі перенесення можуть здійснюватися на великі відстані, наприклад під час міграцій тварин.

Середовищеутворювальна функція значною мірою є інтегративною (результат спільної дії інших функцій). З нею пов'язана зміна фізико–хімічних параметрів середовища. В широкому розумінні результатом цієї функції є все природне середовище, яке створене живими організмами і підтримується ними у відносно стабільному стані в усіх геосферах. У вузькому плані ця функція виявляється в утворенні ґрунтів, очищенні повітря від забруднень тощо. Серед інтегративних функцій автори виділяють ще одну – *споживально–відтворювальну*, яка визначає швидкість (інтенсивність) процесів життя живої речовини біосфери. Дія цієї функції визначає динаміку споживання та відтворення відновних природних ресурсів, а також стійкість екосистем зокрема та біосфери в цілому. На оптимальних значеннях цієї функції базується раціональне природокористування, за якого споживання природних ресурсів має прагнути до мінімуму, а відтворення їх – до максимуму.

Розсіювальна функція виявляється через трофічну і транспортну діяльність організмів та в процесі здійснення антропогенних ресурсних циклів. Наприклад, розсіювання речовини при виділенні організмами екскрементів, загибелі організмів під час переміщень у просторі, зміна покривів, перероблення первинної сировини на продукти та їх споживання тощо.

Важливою є також *інформаційна функція* живої речовини, яка виражається в тому, що живі організми та їх співтовариства накопичують певну інформацію, закріплюють її в спадкових структурах і потім передають наступним поколінням. Це один з проявів адаптаційних механізмів.

Біосфера належить до *відкритих систем*, існування якої не уявляється без надходження енергії ззовні. Вона зазнає дії космічних сил, передусім сонячної активності. А. Л. Чижевський уперше довів, що багато явищ на Землі та в біосфері пов'язані з активністю Сонця. Існує також думка, що сонячна активність діє на різні геологічні процеси (катаклізми, катастрофи), а також на соціальну активність людського суспільства.

Біосфера з *саморегулювальною системою*, для якої, як зазначав В. І. Вернадський, характерна організованість. Цю властивість на сучасному етапі називають гомеостазом, маючи на увазі здатність повертатися у вихідний стан, гасити збурення, що виникають, включенням ряду механізмів. Біосфера за свою історію пережила чимало таких збурень, багато з яких були значними за масштабами (виверження вулканів, зустрічі з астероїдами, землетруси, гороутворення тощо). Проте вона справлялася з ними за допомогою гомеостатичних механізмів. ***Згідно з законом історичної необоротності, розвиток біосфери й людства як цілого не може відбуватися від пізніших фаз до початкових, загальний процес розвитку однонаправлений.***

Біосфера характеризується великим різноманіттям, що зумовлюється різними середовищами життя (водне, наземне – повітряне, ґрунтове, організмене) різноманіттям природних зон з їх різними кліматичними, гідрологічними ґрунтовими, біотичними та іншими властивостями, а також наявністю регіонів, які різняться за хімічним складом. Головне ж полягає в тому що в біосфері поєднується величезна кількість елементарних екосистем з властивим їм видовим різноманіттям. На сьогодні описано близько 2 млн видів (приблизно 1,5 млн видів тварин і 0,5 млн – рослин). Гадають що їх число на Землі в 2–3 рази більше, ніж описано. Не враховано багато комах і мікроорганізмів, що проживають у тропічних лісах, глибинних частинах океанів та інших малодоступних місцях.

Усі функції живих організмів у біосфері можуть виконуватися тільки завдяки їх величезному різноманіттю, яке є основною умовою стійкості будь-якої екосистеми та біосфери загалом (закон Ешбі).

Важливою властивістю біосфери є наявність у ній механізмів, які забезпечують колообіг речовин і пов'язану з ним невичерпність окремих хімічних елементів та їхніх сполук. Якби не було колообігу, за короткий проміжок часу був би вичерпаний основний «будівельний матеріал» – вуглець, який практично один здатний утворювати міжелементні (карбон–карбонові) зв'язки і створювати величезну кількість органічних сполук. Тільки завдяки колообігам та постійному притоку сонячної енергії забезпечується безперервність процесів у біосфері.

На основі узагальнення досліджень у геології, палеонтології, біології та інших природничих науках В. І. Вернадський дійшов висновку, що в біосфері «встановилася рівновага в основних своїх рисах ... з археозою і незмінно діє впродовж 1,5–2 млрд років.» Стійкість біосфери за цей час виявляється в сталості загальної маси (10^{19} т), енергії, зв'язаної живою речовиною ($4,21 \times 10^{18}$ кДж), і середнього хімічного складу всього живого.

В. І. Вернадський сформулював *основний закон константності біосфери: «Кількість живої речовини є планетною константою з часів архейської ери, тобто за весь геологічний час»*. Упродовж цього часу живий світ морфологічно безперервно змінювався, але такі зміни помітно не вплинули ні на кількість живої речовини, ні на її середній валовий склад, що пояснюється надходженням сталої кількості сонячної енергії на планету Земля.

3. Основні етапи еволюції біосфери

Усі еволюційні теорії, включаючи і теорію Ч. Дарвіна, базуються на уявленні про розвиток від простого до складного. В ранньому археї (4–5 млрд років тому), як вважають учені, сформувалася сонячна система, утворилася планета Земля з осадовими та іншими стародавніми твердими породами, відбулася конденсація океану. Атмосфера майже не містила кисню (максимум 0,1 % сучасного вмісту), проте була багата на оксид карбону (IV), метан та різними сполуками нітрогену, тобто існувала відновна атмосфера.

У ранньому докембрії (2,5–3 млрд років тому) відбулося зледеніння, нашарування покладів заліза. В гідросфері утворилися перші з відомих прокаріотів (ймовірно, синьозелені водорості). Вода почала насичуватись киснем який утворювався з оксидів феруму в аеробному середовищі. Особливих змін склад повітря зазнав у середньому докембрії (приблизно 2 млрд років тому), коли утворилися перші фотосинтезуючі організми і фіксатори азоту. Цей процес розвивався до появи через 0,5 млрд років еукаріотів. В результаті значна кількість кисню почала надходити в повітря, яке одночасно збіднювалось на вуглекислий газ.

Припускають, що приблизно 1 млрд років тому в атмосфері уже містилося близько 1 % сучасної кількості кисню, одночасно з'являється атмосферний озон.

У цей період важливу роль відіграла фотосинтезуюча активність фітопланктону, який швидко накопичувався в біосфері. В літосфері відбувалася інтенсивна вулканічна діяльність, а також докембрійське зледеніння. Кількість утвореного озону вже була достатньою для затримання надлишку ультрафіолетової сонячної радіації. Це сприяло подальшому розвитку органічного життя в поверхневому шарі вод Світового океану.

Понад 700 млн років тому (палеозойська ера) з'явилися багатоклітинні організми, вміст кисню в атмосфері збільшується до 3–10 % сучасного. Понад 600 млн років тому в біосфері розпочався найважливіший еволюційний процес і заселення материків живими істотами. Першими були нижчі автотрофні рослини. Однак вирішальним, фундаментальним чинником була поява близько 500 млн років тому судинних рослин. Голонасінні рослини з'явилися у девонському періоді (350 млн років тому), квіткові (покритонасінні) рослини та тварини – ссавці – наприкінці юрського періоду (100 млн років тому). Поширення вищих рослин і тварин на суші супроводжувалось різким збільшенням кількості кисню в атмосфері, вміст якого збільшився до 50 % сучасного на початку крейдового періоду.

Сучасна біосфера створилася в результаті тривалої еволюції завдяки сприятливому поєднанню космічних, геохімічних та геофізичних факторів, однак вирішальну роль відіграв біологічний фактор з появою організмів, здатних здійснювати фотосинтез. Завдяки останньому за наявності сонячної радіації з вуглекислого газу, води та мінеральних елементів синтезувались усі органічні субстанції, які були необхідні для життя. Поява хлорофільних рослин на суші відіграла важливу роль не лише в різкому збільшенні кисню в атмосфері. Поряд з кліматичними факторами діяльність судинних рослин і тварин була вирішальною в процесі утворення ґрунтів. Упродовж геологічних періодів значні маси органічних речовин були напрацьовані автотрофними організмами. Більша частина органічної продукції не брала участі у коло обігу, а накопичувалась в континентальних осадових породах і ґрунтах. Свідками масштабності цих явищ є потужні родовища викопного палива (кам'яне й буре вугілля, нафта). Ці родовища створювалися впродовж сотень мільйонів років.

Наслідком цього було збіднення первинної атмосфери на вуглекислий газ та збагачення її на кисень. З цієї самої причини весь кисень, вироблений автотрофними прокаріотами на початку докембрію, не залишався в атмосфері, а вступав у хімічну взаємодію з мінералами та гірськими породами, які лежали на поверхні. Так утворилися великі поклади залізних руд, вік яких сягає 2 млрд років. Поступово за 2 млрд років безперервної роботи живих організмів змінилися фізико-хімічні умови на земній поверхні, що існували в ранньому археї. Атмосфера, Світовий океан і літосфера, в якій осадові породи мають багатокілометрову товщину, змінилися в результаті біогеохімічних процесів як за структурою, так і за складом. Можна стверджувати, що всі елементи, які входили до складу живої речовини, беручи участь у численних складних біогеохімічних колообігах, неодноразово побували в різних організмах.

Французький природознавець Ж. Б. Ламарк вважав, що основною рушійною силою еволюції є вплив навколишнього природного середовища. Як установили вчені завдяки розшифруванню генетичного коду, носієм якого є подвійна спіраль ДНК, усі прояви мінливості організмів відбуваються внаслідок порушення генетичної інформації мутагенними факторами (радіація, хімічні речовини тощо). На підставі досягнень генетики можна стверджувати, що еволюція органічного світу відбувається в результаті мутацій, які спричинюють відхилення в генетичному коді під впливом активних мутагенних факторів навколишнього середовища. Якщо нові властивості сприятливі для організму, вони закріплюються природним добром. Проте більшість мутацій несприятлива для організмів. Так, особини, що з'являються на світ після мутагенного впливу радіації та хімікатів, є нежиттєздатними і поступово вироджуються. Загалом процес еволюції можна розглядати як збільшення обсягу генетичної інформації. Так, обсяг генетичної інформації у ссавця в 100 тис. разів більший, ніж у бактерії. Велике значення мають не лише розміри (довжина і маса) генного ланцюжка, а й його структура.

Отже, в процесі еволюції відбувалося поступове виникнення і розвиток все більш високоорганізованих рослин і тварин.

4. Розвиток біосфери у ноосферу. Закон історичної необоротності

Упродовж тривалої еволюції біосфери в ній склалася стійка динамічна рівновага, яка визначалася споживально–відтворювальною функцією, тобто спожиті природні ресурси постійно і своєчасно (в межах одного або кількох вегетаційних періодів) відтворювалися. Це забезпечувало сталість живої речовини в біосфері. З появою гомо сапієнс ця динамічна рівновага природи постійно порушувалася. Однак доки чисельність населення зростала повільними темпами, в природі за рахунок самовідтворення та наявності ще не вичерпаних резервів живої речовини відбувалося відновлення динамічної рівноваги.

З кожним етапом значного зростання чисельності населення все відчутнішими ставали порушення рівноваги в біосфері. Це пояснюється зростанням випереджаючими темпами споживання природних ресурсів, на що вперше у 1798 р. вказав Т. Мальтус. Він стверджував, що чисельність населення нашої планети зростає в геометричній прогресії, а природні ресурси, необхідні для задоволення потреб людства, – в арифметичній. Отже, голод завжди супроводжував і супроводжуватиме людське суспільство через нестачу природних ресурсів для задоволення його споживчих потреб.

У конкурентній боротьбі за подолання голоду виникали війни й хвороби, що були гальмівними факторами зростання чисельності населення. Чим більшою була чисельність населення, тим жорстокішими й масштабнішими були війни та епідемії різних хвороб. Про це свідчить багатовікова історія людства. Небувалі темпи зростання науково–технічного прогресу дали в розпорядження людству надмогутню термоядерну зброю, яка здатна знищити не лише біосферу, а й саму планету Земля. Тому фактор війни для вирішення конфліктів людства став непридатним. Людство почало розуміти, що для вирішення своїх проблем слід використовувати величезні досягнення науково–технічного прогресу.

Надпотужна техногенна діяльність людства істотно змінює біосферу Землі, яка, за визначенням В. І. Вернадського, перетворюється на ноосферу (грец. «ноос» – розум), тобто сферу розумного життя. Цей термін запропонував

французький філософ Е. Ларуа, а природознавець П. Тейяр де Шарден та В.І. Вернадський наповнили його змістом. Особливо значний внесок у вчення про ноосферу зробив В. І. Вернадський. За сучасними уявленнями, ноосфера – це сфера гармонійної взаємодії природи і суспільства, у межах якої розумна діяльність стає головним, вирішальним фактором розвитку біосферних процесів. Особливу роль в усвідомленні свого значення на Землі відіграв вихід людини у відкритий Космос, коли вона побувала на Місяці, запустила космічні апарати на Марс і до Сонця, оволоділа таємницями термоядерної енергії, побудувала космічні станції, навчилася штучно вирощувати організми і клонувати тварин. Могутність людини здається безмежною. Результати її діяльності у деяких випадках прирівнюються до геологічних сил. Так, випромінювання енергії в радіочастотному діапазоні (на метрових хвилях) наземними передавачами (радіостанції, релейні лінії) більше, ніж те, що Сонце посиляє на Землю.

У межах ноосфери нині виділяють *антропосферу* – сукупність людей як організмів і *техносферу* – сукупність штучних об'єктів антропогенної діяльності та природних об'єктів, змінених цією діяльністю. Крім того, виділяють ще соціосферу, під якою розуміють сферу суспільної виробничої діяльності, охопленої людською працею. Якщо основою існування біосфери є живлення, головна її функція – забезпечення колообігу речовин, відносини між компонентами – трофічні, то для соціосфери цими показниками є відповідно праця, соціальний обмін речовин і суспільні відносини.

Перехід до ноосфери слід вважати ідеальним варіантом майбутнього, в основі якого лежить складний процес гармонізації відносин між біосферою та господарською діяльністю людини. Визначальним чинником має бути не стихія природного розвитку, а високий інтелект людини. Розум і мудрість повинні стати гарантом подальшого розвитку. При цьому потрібно розв'язати конфлікт між циклічним і безвідходним характером біогенних процесів обміну речовин та енергії в біосфері і затратним характером виробництва з його величезними

витратами сировини та енергії, тобто забезпечити оптимальні значення споживчо–відтворювальної функції.

Основою ноосферного процесу має стати перехід людства до соціальної автотрофності, тобто самозабезпечення енергетичними ресурсами й сировиною на базі цілісності суспільного виробництва і біотехнології. Природні й синтезовані людиною речовини та матеріали потрібно багаторазово повторно використовувати і тільки незворотні втрати слід поповнювати за рахунок первинних природних ресурсів. На превеликий жаль, нині наш споживацький підхід до природи, консерватизм мислення й існуючі технології виробництва поки що далекі від ноосферних принципів господарювання. Однак іншої альтернативи, беручи до уваги кризовий стан довкілля, як перейти до розумного, раціонального господарювання на своїй планеті, в людства немає. Люди прагнуть і повинні жити в світі без війн та соціальних катаклізмів, у світі матеріального достатку, екологічно безпечних продуктів, незабрудненого навколишнього природного середовища.

Закон необоротності еволюції (Л.Долло): еволюція незворотна. Організм (популяція, вид) не може повернутися до попереднього стану.

Тема 5

ЗАБРУДНИКИ ПРИРОДНОГО СЕРЕДОВИЩА

1. Класифікація забрудників природного середовища: механічні, хімічні, біологічні, фізичні.
2. Класифікація забрудників природного середовища; енергетичні, матеріальні, стійкі, нестійкі, навмисні, супутні.
3. Антропогенне забруднення біосфери.
4. Поняття про гранично допустимі концентрації речовин, граничне допустимі викиди, гранично допустимі скиди.
5. Санітарно–захисні зони

1. Класифікація забрудників природного середовища: механічні, хімічні, біологічні, фізичні.

До недавнього часу (приблизно до XIII ст., коли чисельність населення становила 300–350 млн чоловік) природа активно переробляла всі надходження речовин у біосферу, тобто відбувалося самоочищення. Продукти життєдіяльності всіх організмів, включаючи й людину, були переважно органічного походження. Після перетворення їх редуцентами на неорганічні сполуки вони включалися в природний колообіг речовин. Знаряддя праці чи предмети вжитку, хоча й мали неорганічну природу, використовувались у відносно невеликій кількості, і це не становило загрози для навколишнього природного середовища. Проте в подальшому, із зростанням чисельності населення, значно збільшувалися його потреби, для задоволення яких людство почало залучати багато нових речовин (порох, кислоти, солі, пізніше різні хімічні препарати для боротьби з шкідниками сільського господарства тощо), які були не властиві природі і за відносно невеликий проміжок часу вона не встигала до них адаптуватися, тобто вони не включалися в природний процес колообігу речовин. Це призвело до їх накопичення і в подальшому стало завдавати значної шкоди екосистемам загалом і людині зокрема.

Отже, забруднення – це внесення у навколишнє середовище або виникнення в ньому нових, зазвичай не характерних хімічних і біологічних речовин, агентів або внесення в надлишковій кількості будь–яких уже відомих речовин,

які чинять шкідливий вплив на природні екосистеми й людину і яких природа не здатна позбутися самоочищенням. Речовини, які спричинюють забруднення навколишнього природного середовища, називають забрудниками, або політантами. Забруднення біосфери означає не просто внесення в ґрунт, воду чи повітря тих або інших чужорідних компонентів. У будь-якому випадку об'єктом забруднення є біогеоценоз. Надлишок одних речовин у природному середовищі або наявність інших призводить до зміни екологічних факторів (змінюються склад атмосфери, води, ґрунту тощо). При цьому порушуються процеси обміну речовин, знижується інтенсивність асиміляції продуцентів і біопродуктивність біогеоценозу загалом. Завдається велика шкода всім процесам життєдіяльності, яка в кінцевому підсумку призводить до екологічної кризи та екологічної катастрофи. Під екологічною кризою розуміють ситуацію, що виникла в природних екосистемах у результаті порушення рівноваги під дією стихійних природних явищ або в результаті антропогенних факторів (вирубання лісів, зарегулювання рік, забруднення атмосфери, гідросфери, ґрунтів тощо). Екологічна катастрофа – це зміни необоротного характеру, що відбулися в екосистемах чи в біосфері.

Забрудники, що потрапили в атмосферне повітря чи води Світового океану, переміщуються на значні відстані і можуть опинитися там, де їх раніше не було. Більшість з них хімічно активні і здатні взаємодіяти з живою речовиною. Ввійшовши до складу тканин і органів живих організмів, такі речовини здебільшого стають отрутою для живої природи.

Існують різні принципи класифікації забруднень навколишнього середовища. Розглядаючи процес забруднення біосфери в широкому розумінні з позицій теорії перешкод, Г. В. Стадницький і А. І. Радіонов (1988) запропонували класифікувати їх так.

Інгредієнтне забруднення, як сукупність речовин, кількісно або якісно чужорідних природним біогеоценозам; *параметричне* забруднення, спричинене зміною якісних параметрів навколишнього середовища; *біоценотичне* забруднення, яке полягає в дії на склад і структуру популяцій живих організмів; *стаціонально-деструктивне* забруднення, що являє собою зміну ландшафтів і екологічних систем у процесі природокористування, пов'язану з опти-мізацією

природи в інтересах людини. Цю класифікацію вірніше було б назвати класифікацією перешкод, які заважають нормальному функціонуванню біосфери і завдають шкоди біоценозам та біотопам. Проте нас цікавить антропогенний тиск на біосферу, насамперед наслідки впливу на біосферу техногенної діяльності людини. Тому в подальшому ми розглянемо класифікацію забруднень, які є наслідком техногенної діяльності людини.

Забруднення поділяють на *природні*, спричинені будь-якими природними, зазвичай катастрофічними чинниками (повені, виверження вулканів, селевий потік тощо), і антропогенні, що виникають внаслідок діяльності людей. *Антропогенні* забруднення за типом походження поділяють на механічні, хімічні, фізичні та біологічні.

До *механічних* забруднень відносять різні предмети у воді й ґрунті, а також тверді часточки різного розміру. *Хімічні* забруднення – це різноманітні сторонні штучні хімічні речовини (рідкі, тверді та газоподібні), які утворилися внаслідок хімічної реакції в хімічній, металургійній чи інших галузях господарства. Вони потрапляють у біосферу і порушують встановлені природою процеси колообігу речовин та енергії. *Фізичні* забруднення поділяють на теплові, електричні, радіаційні та світлові, а також шуми, вібрації та гравітаційні сили.

Теплові (термальні) забруднення виникають внаслідок підвищення температури середовища, головним чином у зв'язку з промисловими викидами нагрітих відхідних газів і води. Світлові забруднення пов'язані з порушенням природного освітлення місцевості в результаті дії штучних джерел світла, що призводить до появи аномалій у житті тварин і розвитку рослин. *Шумове* забруднення є наслідком збільшення інтенсивності шуму понад природний рівень. *Електромагнітне* забруднення створюється в результаті зміни електромагнітних властивостей середовища (від ліній електропередач, радіо і телебачення тощо), що призводить до геофізичних аномалій і змін у біологічних структурах.

Радіоактивне забруднення пов'язане з підвищенням природного радіаційного фону і концентрації в середовищі радіоактивних речовин. *Мікробіологічне* (мікробне) забруднення спричинюється появою незвично

великої кількості мікроорганізмів внаслідок масового їх розмноження на антропогенних субстратах або середовищах, які змінилися внаслідок господарської діяльності людини.

Згідно з іншою класифікацією, техногенні забруднення поділяють на дві основні групи – матеріальні та енергетичні:

До *матеріальних* належать викиди в атмосферу (газоподібні, рідкі, тверді та змішані), стічні води (умовно чисті й брудні) та тверді відходи (нетоксичні й токсичні). До *енергетичних* віднесені теплові викиди, шум, вібрація, ультразвук, електромагнітні поля, світлове, лазерне, інфрачервоне, ультрафіолетове, йонізуюче та електронне випромінювання. За ознакою взаємодії з навколишнім середовищем забруднення поділяють на стійкі, які не руйнуються впродовж тривалого часу (наприклад, пластмаси), і нестійкі, які швидко руйнуються під дією природних фізико–хімічних або біохімічних процесів.

Під *навмисними* забрудненнями розуміють цілеспрямоване знищення лісів, використання родючих земель і пасовиськ під забудову, утворення внаслідок техногенної діяльності людей кар'єрів, шламонакопичувачів, териконів, мулових майданчиків, неправильне використання поверхневих і підземних вод, мінеральних та інших природних ресурсів.

Супутнє забруднення – це поступові зміни біосфери під впливом антропогенної діяльності (спустелювання, потепління в результаті «парникового ефекту», руйнування озонового шару, висихання боліт, озер, морів, випадання кислотних дощів тощо).

Антропогенні відходи виникають як у результаті промислової діяльності, так і споживання. Відповідно до цього їх поділяють на відходи виробництва і відходи споживання. *Відходами виробництва* вважають невикористані залишки сировини, матеріалів або напівфабрикатів, що утворилися при виготовленні продукції і повністю або частково втратили свої споживчі властивості. До них належать також продукти фізико–хімічної чи механічної переробки сировини, отримання яких не було метою виробничого процесу і які в подальшому можуть бути використані в господарстві як готова продукція після відповідної обробки або як сировина для подальшого перероблення.

До відходів споживання відносять різні вироби, комплектувальні деталі тощо, які з тих чи інших причин не придатні для подальшого використання. Ці відходи поділяють на промислові та побутові. До перших належать металобрухт, обладнання, що вийшло з ладу, вироби технічного призначення з гуми, пластмаси, скла тощо. До побутових належать харчові відходи, зношені вироби побутового призначення (одяг, взуття та ін.), різноманітні використані вироби (пакувальні матеріали, скляна та інші види тари), побутові стічні води тощо.

Класифікацію відходів можна здійснювати за такими ознаками: за місцем утворення, можливістю переробки, агрегатним станом, токсичністю. За місцем утворення відходи поділяють на промислові, агропромислові та побутові. За можливістю переробки всі відходи можна поділити на вторинні матеріальні ресурси, які вже переробляються або переробка яких планується, і на відходи, переробка яких на даному етапі розвитку економіки недоцільна і які становлять безповоротні втрати. За агрегатним станом відходи поділяються на тверді (гравій, пісок тощо), рідкі (розчини, емульсії, суспензії тощо) та газоподібні (гази та їх суміші, водяна пара, парогазова суміш). За токсичністю відходи класифікують залежно від небезпечності отруєння на чотири класи.

2. Класифікація забрудників природного середовища; енергетичні, матеріальні, стійкі, нестійкі, навмисні, супутні

Ще до цього часу в науковій літературі дискутується питання про вплив глобальних катастроф на розвиток живих організмів у біосфері. Вперше на це вказав французький учений Ж. Кюв'є (XVIII ст.). Багатий фактичний матеріал, зібраний вченими, свідчить, що впродовж тривалого життя на Землі відбулися як повільні еволюційні, так і революційні зміни. Останні пояснюють катастрофічними наслідками величезних повеней та інших природних стихій. Так, відомо, що динозаври жили на Землі впродовж майже 150 млн років і становили величезну групу рептилій (травоїдних і хижих). Наприкінці крейдового періоду вони раптово зникли, не залишивши по собі нащадків. Це одне з найзагадковіших явищ природи. Вплив екологічних катастроф на великомасштабні зміни розвитку живої природи на Землі нині детально

досліджують багато вчених. Ці зміни вони пояснюють внутрішніми змінами самої Землі, зумовлені її властивостями, та зовнішніми космічними. Проте як земні, так і космічні зміни тісно пов'язані між собою, і можна розглядати тільки їх спільний вплив.

На біосферу Землі значний вплив має насамперед сонячна активність. Про цей вплив уперше зазначив російський вчений О. Л. Чижевський. Численні неспростовні дані свідчать про те, що багато явищ на Землі і в біосфері тісно пов'язані з активністю Сонця. Так, різке збільшення чисельності окремих видів і популяцій («хвилі життя») – це результат зміни сонячної активності. Існує думка, що сонячна активність впливає й на деякі геологічні процеси (катастрофи, катаклізми), а також на соціальну активність людського суспільства. Зокрема, серію аномальних явищ, які мали місце в 1989 р., пов'язують з високою сонячною активністю. Упродовж 1,5–2 міс. спостерігалися землетруси на острові Ітуруп, сталися велика аварія на продуктопроводі в районі Челябінська, події в Тбілісі, затонув атомний підводний човен «Комсомолец» тощо.

На розвиток життя значний вплив має магнітне поле Землі. Магнітне поле захищає життя на планеті від йонізуючого сонячного та космічного випромінювання, яке згубно впливає на тканини та генетичний апарат організмів. Під впливом зменшення напруженості магнітного поля, як показав канадський вчений Я. Крейн, у тканинах організмів виникають необоротні зміни і розвивається безпліддя. Як засвідчують геофізики, в геологічній історії Землі неодноразово зменшувалась напруженість магнітного поля і навіть мінялися місцями північний і південний полюси. Такі інверсії відбувалися неодноразово. Більш того, нинішній магнітний стан, який називають епохою прямої полярності, триває близько 700 тис. років і напруженість магнітного поля планети поступово знижується. Якщо цей процес триватиме й надалі в такому самому темпі, то приблизно через 2 тис. років напруженість магнітного поля зменшиться до нуля і потім почне зростати в протилежному напрямку. Для живих організмів це може мати катастрофічні наслідки, пов'язані зі зміною їх властивостей та вимиранням. Різко зросте кількість мутацій.

Російські вчені В. Красовський та Й. Шкловський пояснюють причини земних катастроф спалахами наднових зірок. Суть цього явища полягає в тому, що деякі зірки раптом спалахують і починають випромінювати в мільйони разів більше світла, ніж до спалаху. Такі вибухи наднових зірок супроводжуються дуже високими дозами ультрафіолетового, рентгенівського і космічного випромінювання енергії. Якщо такі спалахи відбудуться поблизу Землі, а це ймовірно, то вони матимуть катастрофічні наслідки для живих організмів. У цьому разі різко підвищиться радіаційний фон, збільшиться число мутацій, що призведе до загибелі багатьох організмів.

Катастрофічними наслідками супроводжуються падіння на поверхню Землі метеоритів, комет, астероїдів. Свідченням таких падінь є величезні кратери (десятки й сотні кілометрів), виявлені на поверхні Землі. На території України поблизу с. Болтишка Кіровоградської області утворився кратер діаметром 25 км, а в Сибіру, в басейні р. Хатанги – ще більший (близько 100 км). Енергію вибуху, що відбувся під час зіткнення з метеоритом, оцінюють у 10^{23} Дж, що в сотні тисяч разів перевищує енергію найпотужніших землетрусів, або приблизно 120 млн атомних бомб такої потужності, які було скинуто на Хіросіму. В результаті таких зіткнень утворюються величезні маси пилу, які спричиняють значні кліматичні зміни, зокрема похолодання. При зіткненні з водами океану виникають катастрофічні зливи на величезній поверхні Землі.

Останнім часом з'явилися свідчення на користь того, що масова загибель динозаврів могла спричинитися падінням на Землю одного або кількох космічних тіл. Зокрема, про це свідчить іридієва аномалія на межі крейдового та палеогенового періодів, тобто геологи виявили тонкий прошарок глини, збагаченої іридієм, кобальтом, нікелем та іншими металами, які характерні для метеоритів. Динозаври зникли внаслідок кліматичної катастрофи, спричиненої забрудненням атмосфери пилом і сажею під час пожежі і внаслідок цього різким похолоданням. На території Землі виявлено сліди багатьох таких падінь космічних тіл, що утворили величезні кратери. Зокрема, такими були Каменський (22 км) і Гусевський (4 км) кратери на Донбасі. Останнє зіткнення Землі з великим метеоритом відбулося приблизно 50 тис. років тому на

території США. В результаті цього зіткнення утворився Аризонський кратер діаметром 1,2 км і завглибшки 180 м.

Величезну пожежу і вивал лісу на значній площі (кілька сотень квадратних кілометрів), що відбулися в Сибіру в 1908 р., пов'язують з вибухом невеликої комети (Тунгуський вибух). У 1968 р. побоювалися зіткнення астероїда Ікар із Землею. Та, на щастя, астероїд пройшов на відстані близько 6 млн км від нашої планети. Подібних астероїдів розміром 1 км, які можуть зіткнутися з Землею, астрономи нарахували близько 1300. Ймовірність зіткнення оцінюється як один випадок на 100 тис. років. Нині астрономи ведуть активні спостереження за рухом астероїдів, щоб запобігти катастрофічним наслідкам їх зіткнення з нашою планетою.

Інші катастрофічні події – землетруси, тайфуни, повені, буревії, виверження вулканів мають локальний екологічний вплив і загалом не впливають на еволюцію біосфери. Вони завдають значної матеріальної шкоди навколишньому природному середовищу, призводять до загибелі багатьох представників рослинного й тваринного світу та до людських жертв. За оцінками К. Ситника, О. Брайона і А. Городецького, збитки від стихійних лих в усьому світі щороку становлять близько 30 млрд доларів, а кількість людських жертв становить близько 250 тис. чоловік. Найбільших збитків завдають повені, а найбільше людей гине від буревіїв. Зокрема, великих збитків від повені в 1998 р. зазнала Україна в Закарпатті, коли р. Тиса вийшла з берегів і затопила величезні площі, спостерігалися гірські селі та значні зсуви Ґрунту. Взимку в гірських районах внаслідок снігопадів спостерігаються зсуви снігових лавин, які руйнують селища та призводять до загибелі людей і тварин, що мало місце в горах Франції, Австрії, Швейцарії та інших країн взимку 1999 р.

3. Антропогенне забруднення біосфери

З початку XVIII ст. було зроблено ряд наукових відкриттів, які сприяли розвитку сучасного промислово розвиненого суспільства. Одночасно були введені в культуру нові види рослин, що підвищило ефективність землеробства та тваринництва в сільському господарстві. В другій половині XIX ст. з появою сучасної індустрії зміни стали особливо відчутними. Все в більшій кількості

почали використовувати викопні мінеральні ресурси (вугілля, нафту, залізну руду та ін.).

Сучасний розвиток людського суспільства Землі характеризується надзвичайно інтенсивним зростанням чисельності населення. Так, починаючи з 1900 до 1999 р. кількість населення зросла від 1,6 до 6 млрд чоловік (див. рис. 2. 6), тобто за сторіччя збільшилася в 3,75 раза. Таким самим темпом зростали й потреби населення, про що свідчать дані табл. 5. 2.

Енергетичні потреби тільки США за останні сто років збільшилися в 70 разів. Кількість нафти, споживаної Францією, зросла з 5 млн т у 1939 р. до 100 млн т у 1970 р. Світове виробництво рідких вуглеводнів у 1971 р. перевищило 2,5 млрд т. Щоб уявити величезні розміри споживаної енергії сучасним суспільством, наведемо такий приклад: загальна маса викопного палива, яка була спалена в 1959 р., еквівалентна 5% загальної кількості сонячної енергії, яку щороку поглинають усі первинні продуценти біосфери і перетворюють її на органічні сполуки.

Упродовж 80-ти років з початку XX ст. з надр Землі було видобуто корисних копалин більше, ніж за всю попередню історію людства. Обсяги піднятих на поверхню гірських порід перевищують винос ґрунту річок у Світовий океан. Світове виробництво і споживання первинних енергоресурсів на початку 90-х років становило 10 млрд т умовного палива, що в чотири рази більше, ніж у 1971 р. Відповідно цьому зростанню відбувалася деградація біосфери. В результаті спалювання вугілля, нафти, газу та інших паливних ресурсів в атмосферу планети щороку викидається понад 22 млрд т оксиду карбону (IV) і понад 150 млн т сірчистого газу. Щороку в ріки скидається понад 160 км³ забруднених стічних вод, в ґрунти вноситься сільським господарством понад 500 млн т мінеральних добрив і близько 4 млн т пестицидів. Більша частина з них осідає в ґрунтах та виноситься поверхневими водами у водойми Світового океану (ріки, озера, моря та океани).

У результаті споживання величезної кількості природних ресурсів щороку утворюється і нагромаджується значна кількість відходів господарської діяльності людей. Адже з добутих природних мінеральних ресурсів лише 2–8% використовується, а решта потрапляє у відходи.

Внаслідок такого господарювання тільки за ХХ ст. втрачено близько 20 % родючих земель. Випадання «кислотних дощів» стало звичним явищем, що призвело до втрати величезної площі лісів. З'явилися «діри» в озоновому шарі атмосфери. Внаслідок цього та інтенсивної хімізації сільськогосподарських угідь різко зросла захворюваність дорослого населення й дітей. Істотно скоротилася середня тривалість життя. Зменшення площі родючих земель та їх урожайності призвели до того, що велика кількість населення на земній кулі голодує. Так, у 1978 р., за даними комітету ООН з питань харчування (ФАО), від голоду померло понад 12 млн дітей віком до 5 років. У 1980 р. від нестачі продуктів харчування потерпало 800 млн чоловік, тобто кожний п'ятий на Землі голодував.

Нечуваними темпами скорочується ресурсна база. Багато корисних копалин перебуває на межі вичерпності. Нині бездумно і марнотратно використовують багато видів різних копалин. Цей процес марнотратства можна порівняти хіба що з винищенням мамонтів нашими пращурами у далеку давнину. Темпи винищення мамонтів були настільки інтенсивними, що приблизно за 1000 років вони повністю зникли. Якщо темпи споживання мінеральних ресурсів залишаться такими, як в останнє десятиріччя, то вони будуть вичерпані за 400–500 років. А ресурси Світового океану можуть зникнути ще раніше. Катастрофічно забруднилася біосфера антропогенними відходами. Нині важко знайти на Землі куточок, де б можна було подихати чистим повітрям і напитися чистої води.

Розвиток деградаційних процесів на Землі передбачали вже давно. Так, стародавній мислитель Ібн Сіна (Авіценна) ще тисячу років тому попереджав про згубну для природи і небезпечну для людства господарську діяльність, яка побудована тільки на безмежному споживанні. Особливо загрозливих масштабів ця діяльність набула в останні десятиліття. Прогноз фахівців Римського клубу під керівництвом Д. Медоуза, зроблений у 1972 р., застерігав про наближення глобальної екологічної кризи, наслідком якої може бути незворотна деградація природного середовища, тобто катастрофа.

Як бачимо, основними джерелами антропогенного забруднення навколишнього природного середовища є промисловість, сільське та комунальне

господарство. Серед забруднювальних промислових об'єктів найбільший внесок роблять підприємства енергетичної галузі (ТЕС, ГРЕС, АЕС, котельні), промислові об'єкти металургійної, нафтопереробної, хімічної та целюлозно-паперової промисловості, а також цементні та інші заводи будівельної індустрії. Великими забрудниками довкілля є військово-промисловий комплекс, гірничозбагачувальна промисловість та автомобільний, повітряний, морський, річковий і залізничний види транспорту.

Енергетика, металургійна промисловість та автотранспорт створюють близько 85 % усього обсягу забруднень. Металургійна промисловість України зумовлює близько 35 % усіх забруднень атмосфери і природних вод. У результаті спалювання викопного палива, зокрема вугілля, утворюються різні шкідливі для здоров'я речовини – діоксин, хлорвуглеводні та різні похідні вуглеводнів, що мають канцерогенні та мутагенні властивості. Величезні площі родючих земель займають шламосховища, звалища, терикони та відвали породи.

Близько 85 % забрудників повітря викидають над промисловими районами, 10–15% – над містами, 1–2% – над сільською місцевістю і 0,1 % – над Світовим океаном. У великих містах на кожному квадратному кілометрі за добу осідає 1,5 т пилу. Найбільш забрудненими містами України є Київ, Дніпропетровськ, Донецьк, Дніпродзержинськ, Одеса, Харків та інші промислово розвинені міста. Найбільшим забрудником міського повітря є автомобільний транспорт, на частку якого припадає 40 % усіх забруднень. За рік автомобіль споживає понад 1 млн т кисню, якого вистачило б для дихання 30 млн чоловік. В атмосферне повітря міста потрапляє оксид сульфуру IV, оксиди карбону (II) і (IV), оксиди нітрогену, гідрогенсульфід, сірковуглець, діоксини, фенол, формальдегід, хлор, аміак, сульфати, важкі метали, бензпірен, пил та інші шкідливі речовини. За кількістю промислових забруднень на душу населення Україна посідає одне з перших місць у Європі. Щорічний обсяг шкідливих речовин, які потрапляють на один квадратний кілометр площі України, у 6,5 раза вищий, ніж у США, і в 3,2 раза – ніж у країнах Європи. Це є наслідком нераціональної структури господарювання і недосконалих

технологій. У країні переважають енерго– та матеріалоємні технології, що характеризуються значними обсягами забруднень. Зонами екологічного лиха оголошено понад 15% території країни. В ній функціонує 1700 шкідливих виробництв, у тому числі 5 АЕС. Близько 1000 хімічних підприємств є особливо небезпечними. Виявлено багато районів, де повітря, води і ґрунти дуже забруднені нафтопродуктами (нафтобази, аеродроми, нафтосховища, нафтопереробні заводи, автопарки, автозаправки, нафтові свердловини тощо). Значну кількість забруднювальних речовин викидає транспорт, особливо автомобільний. При спалюванні одного кілограма етильованого бензину в атмосферу викидається близько 1 г свинцю (ГДК його в повітрі становить 0,0007 мг/м³). Кожний автомобіль за рік споживає з атмосфери 4350 кг кисню і викидає в неї 3250 кг оксиду карбону (IV), 530 кг високотоксичного оксиду карбону (II) CO, 93 кг вуглеводнів, 27 кг оксидів нітрогену і близько 1 кг свинцю. Нині в світі налічується близько 500 млн автомобілів.

Найпоширенішими газовими забрудниками є сірчистий газ, оксиди нітрогену, бензпірен, аміак та інші речовини. У вигляді твердих часточок у димах містяться вугілля, попіл, сульфати та сульфідні металів (заліза, міді, цинку, свинцю), кремнезем, хлориди, сполуки кальцію, натрію, фосфору, а також пара у вигляді туману сульфатної та нітратної кислот, ртуті, фенолу тощо. До забрудників довкілля належать також різні шуми від виробництв і транспорту та йонізуюче випромінювання, вібрації, електромагнітне випромінювання, світло–теплові впливи тощо.

До значних забрудників довкілля належить комунально–житлове господарство. Щорічний обсяг побутового сміття в Україні становить близько 40 млн м³, яке знищується на 656 міських звалищах площею 2650 га та на 4 сміттєспалювальних заводах. У 2000 р. накопичення сміття наблизилось до 1,5–1,9 м³ на душу населення за рік. Майже 80 % звалищ експлуатується без допоміжних засобів проти забруднення води та атмосфери. Внаслідок значної забрудненості довкілля України виникають різні епідемії хвороб (туберкульоз, гепатит та ін.), зменшилася середня тривалість життя населення до 62 років,

тоді як у США, Японії та Швейцарії вона становить 75 – 79 років. У країні значно збільшилась смертність населення, яка, починаючи з 1992 р., перевищила народжуваність. Упродовж останніх 7 років чисельність населення зменшилась на 2 млн і поступово зменшується далі. Забруднення навколишнього середовища спричинює загибель лісів, парків, рослинного й тваринного світу. Забруднення повітря згубно впливає на будівлі, пам'ятки культури, водойми і ґрунти, спричинює корозію металів.

Небезпека сучасної екологічної ситуації полягає в тому, що порушуються численні механізми гомеостазу, якщо не в біосфері, то у великих екосистемах, наслідком яких є регіональні кризи. В стадію глобальної кризи біосфера, на щастя, поки що не вступила. Проте окремі великі збурення вона вже гасити не в змозі. Наслідком цього є або розпад екосистеми (збільшуються площі спустошених земель), або поява нестійких агро–ценозів чи урбанізованих (міських) комплексів. Нині першочерговим і невідкладним завданням є недопущення глобальної кризи і катастрофи та колапсу (повного й незворотного розпаду системи), які настануть слідом за нею.

4. Поняття про гранично допустимі концентрації речовин, граничне допустимі викиди, гранично допустимі скиди

Ефективним методом зменшення негативного впливу на навколишнє природне середовище та забезпечення екологічної безпеки біосфери є застосування в господарській діяльності безвідходних технологій з повним використанням усіх компонентів сировини. Однак нинішній рівень розвитку техніки не дає змоги розробити подібні технології, а тому поки що основним напрямом охорони довкілля є нормування кількості викидів, стоків та відходів і контроль за ними. В основі нормування лежить установлення *гранично допустимих концентрацій* (ГДК) шкідливих речовин (полютантів) в атмосферному повітрі, воді й ґрунті та харчових продуктах. При встановленні ГДК приймають найнижчий рівень забруднення, який ґрунтується на санітарно–гігієнічних нормах. *ГДК полютанта* –це такий його максимальний

вміст у природному середовищі (воді, повітрі, ґрунті) або продукті, який не знижує працездатності та самопочуття людини, не шкодить її здоров'ю в разі постійного контакту, а також не викликає небажаних (негативних) наслідків у нащадків.

Для визначення ГДК використовують високочутливі тести, пов'язані зі зміною світлової чутливості ока, потенціалів мозку тощо. Вони дають змогу виявити мінімальні впливи токсичних речовин на організм людини навіть у разі короткочасної їх дії. Для виявлення тривалого впливу токсичних речовин проводять лабораторні дослідження на тваринах у спеціально обладнаних камерах із застосуванням різних тестів. Під час визначення ГДК враховують дію забрудників не лише на здоров'я людини, а й на диких і свійських тварин, рослини, гриби, мікроорганізми та біоценози загалом. Використовують також матеріали епідеміологічних досліджень. До визначеного порогу впливу додають коефіцієнти запасу. ГДК виражають у міліграмах на метр кубічний (мг/м^3) – у повітрі, на дециметр кубічний (мг/дм^3) – у воді та в міліграмах на кілограм (мг/кг) – у ґрунті та продуктах харчування.

Для кожного середовища визначено різні види ГДК. Для повітряного середовища: $\text{ГДК}_{\text{рз}}$ – робочої зони, за яку вважають простір заввишки до 2 м над підлогою, де знаходяться робітники (рівень вдихання); $\text{ГДК}_{\text{мр}}$ – максимальна разова, при вдиханні впродовж 20 хв не повинна спричинювати негативних наслідків в організмі людини; $\text{ГДК}_{\text{сд}}$ – середньодобова, не повинна негативно впливати в разі необмежено тривалого (впродовж років) вдихання.

Для водного середовища: $\text{ГДК}_{\text{в}}$ – у воді господарсько-питного й культурно-побутового призначення; $\text{ГДК}_{\text{вр}}$ – у водоймах рибогосподарського водокористування. Для ґрунту: $\text{ГДК}_{\text{гр}}$ – в орному шарі ґрунту, не повинна негативно впливати не тільки на здоров'я людини, а й на самоочисну здатність ґрунту. Для продуктів харчування – $\text{ГДК}_{\text{пр}}$, або інакше *допустима залишкова кількість* (ДЗК) речовини, що не чинить шкідливого впливу на здоров'я людини.

У разі наявності в повітрі чи воді кількох домішок враховують їх сумарну шкідливу дію за формулою

$$C_1 / \text{ГДК}_1 + C_2 / \text{ГДК}_2 + \dots + C_n / \text{ГДК}_n < 1,$$

де C – концентрації забрудників, мг/м^3 ; ГДК – ГДК забрудників, мг/м^3 .

Дуже шкідливою є дія таких полютантів, як сірчистий газ, оксид нітрогену (IV), сульфатна кислота, фторид гідрогену, фенол та аерозолі. Тому в разі їх спільної наявності визначають сумарний вплив цих забрудників.

Встановлено національний стандарт (ГДК) для найпоширеніших забрудників. Значення ГДК одних і тих самих полютантів для різних середовищ різняться. Неоднакові також максимальні разові й середньодобові ГДК одних і тих самих полютантів. Так, ГДК_{мр} сірчистого газу становить – $0,5 \text{ мг/м}^3$ а ГДК_{с.д} – $0,05$; ГДК пари фториду гідрогену – відповідно $0,02$ і $0,005$, аміаку – $0,2$ і $0,004 \text{ мг/м}^3$.

Для нормування різних викидів в атмосферу і скидів у водойму забруднювальних речовин запропоновано ще один норматив – гранично допустимий викид в атмосферу (ГДВ) або гранично допустимий скид у водойму (ГДС). *Гранично допустимі викиди* – це кількість шкідливих речовин, яка не повинна перевищуватися під час викиду в повітря за одиницю часу, щоб концентрація забрудників повітря на межі санітарної зони не була вищою від ГДК. Встановлюють ГДВ на основі розрахунку розсіювання домішок в атмосфері.

5. Санітарно–захисні зони

Санітарно–захисні зони (СЗЗ) – це ділянки землі навколо підприємств, що відокремлюють їх від житлових масивів з метою зменшення шкідливого впливу цих підприємств на здоров'я людини. їх розташовують з підвітряного боку підприємств і засаджують пилистійкими деревами та чагарниками, що мають бактерицидні властивості (береза, біла акація, грецький горіх, дуб, канадська тополя, сосна, смерека, бузина, смородина та ін.).

Згідно із санітарними нормами проектування промислових підприємств виділяють 5 класів промислових об'єктів із СЗЗ завширшки від 50 м і 3000 м з

урахуванням ступеня забруднення повітря поблизу виробництв Перший клас поділяють на підкласи 1А з СЗЗ завширшки 3000 м та 1Б –1000 м. До першого класу А з СЗЗ завширшки 3000 м відносять особливо небезпечні об'єкти (АЕС та ін.). До першого класу Б з СЗЗ завширшки 1000 м належать хімічні, нафтопереробні, паперово–целюлозні та металургійні заводи й підприємства, що займаються випалюванням коксу, вторинною переробкою кольорових металів, видобутком нафти, природного газу та кам'яного вугілля. До другого класу із СЗЗ завширшки 500 належать цементні, гіпсові, вапнякові та азбестові заводи і підприємств що виробляють свинцеві акумулятори, пластичні маси, видобувають горючі сланці, кам'яне, буре та інше вугілля. До третього класу із СЗЗ завширшки 300 м належать підприємства з виробництва скловати, керамзиту, толю й руберойду, вугільних виробів для електропромисловості, різних лаків та оліфи, ТЕЦ. заводи залізобетонних виробів, асфальтобетонні, кабельні заводи тощо. До четвертого класу СЗЗ завширшки 100 відносять підприємства металообробної промисловості, машинобудівні заводи, електропромисловість з невеликими ливарними цехами, виробництва неізолюваного кабелю, котлів, цегли, металевих електродів, будівельних матеріалів з відходів ТЕС. До п'ятого класу із СЗЗ завширшки 50 м включено підприємства легкої промисловості, металообробної промисловості з термічною обробкою без ливарних цехів, виробництва лужних акумуляторів, приладів для електротехнічної промисловості без застосування ртуті й лиття, друкарні, виробництва харчової промисловості, пункти очищення й промивання цистерн, виробництво стиснутих і зріджених продуктів розділення повітря.

Тема 6

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНИХ СЕРЕДОВИЩ ІСНУВАННЯ

1. Поняття середовища.
2. Ґрунт як середовище життя.
3. Живі організми як середовище життя.
4. Форми існування особин.

1. Поняття середовища

Середовище – всі тіла, явища, з якими організм має прямі чи опосередковані взаємозв'язки. Сукупність усіх умов, що діють на організм, популяцію чи біоценоз, викликають відповідну реакцію, забезпечують їх існування, обмін речовин та потік енергії. Середовище включає всі екологічні чинники і є складовою частиною біогеосистеми. Розрізняють середовище абіотичне, біотичне і антропогенне.

Абіотичне середовище – це всі тіла і явища неживої природи, які створюють умови проживання рослинних і тваринних організмів, чинячи на них прямий чи опосередкований вплив. До абіотичного середовища можна віднести материнську природу ґрунту та її хімічний склад і вологість, сонячне світло, воду, повітря, природний радіаційний фон та ін.

Біотичне середовище – це сукупність живих організмів, які своєю життєдіяльністю впливають на інші організми. Одні з них можуть бути живленням для інших (трав'яна рослинність – для копитних) або середовищем проживання (хазяїн – для паразита), впливати хімічно, механічно чи іншим чином та сприяти розмноженню (комахи – запилювачі квіткових рослин). На відміну від факторів абіотичного середовища дія факторів біотичного середовища виявляється у взаємному впливі організмів різних видів у найрізноманітніших формах.

Антропогенне середовище – це природне середовище, яке прямо або посередковано змінене внаслідок антропогенної (людської) діяльності. До антропогенних середовищ належать відкриті родовища, магістральні канали, рекреаційні зони та зони будівництва великих споруд.

Спеціалізована установа ЮНЕСКО, що належить до Організації Об'єднаних Націй, сформулювала визначення навколишнього середовища, яке включає комплекс природних, антропогенних та соціальних факторів життя людини. До нього близькі за змістом поняття «техногенне середовище», «промислове середовище», «антропогенне середовище».

Під терміном «середовище життя» розуміють усе оточення, в якому відбувається розвиток живої речовини з неживої матерії. При цьому мається на увазі вся сукупність абіотичних, біотичних та антропогенних факторів, в яких знаходиться особина, популяція, вид чи екосистема. Відносно біосфери під середовищем розуміють усі фактори, які діють на планеті Земля, в тому числі й космічні. До середовища життя людини належать усі вищезгадані фактори, а також соціальні компоненти, що включають соціальні, юридичні та морально-етичні відносини. В останньому випадку виділяють середовище природне та

соціальне. Соціальне середовище – це сукупність матеріальних, суспільних і духовних факторів існування та діяльності людини.

Важливим параметром оцінки якості середовища є його стійкість, що визначається стабільністю всіх природних факторів, тобто гомеостазом. Різкі відхилення природного середовища від його звичайного стійкого стану розглядаються як стихійне лихо або катастрофа (повінь, урагани, пожежі, виверження вулканів тощо).

Для забезпечення нормальних умов життя живих істот, у тому числі й людини, потрібні умови природного середовища певної якості. Людина як соціальна істота намагається відокремитись від несприятливих факторів і створити власне антропогенне середовище.

Середовище динамічно змінюється під впливом усіх факторів взагалі і живих організмів та людини зокрема. В природоохоронній діяльності поняття «середовище» дещо звужується і здебільшого розглядається дія тільки абіогенних та деяких абіотичних факторів. Це не відтворює справжнього стану природного середовища і призводить до небажаних наслідків. При цьому складається ілюзорне уявлення про його стійкість.

2. Ґрунт як середовище життя

Засновником учення про ґрунт як біокосне тіло вважається В.В.Докучаєв. Ще в 80–х роках ХІХ століття він визначив ґрунт як природно–історичне тіло, що утворюється під впливом клімату та живих організмів із геологічних порід. Найголовніше в його визначенні ґрунту – це наголос на те, що без живих організмів ґрунту бути не може.

В екології ґрунтовий покрив розглядається як особлива підсистема біосфери – педосфера. Для утворення ґрунту необхідні п'ять головних факторів:

- 1) наявність материнської гірської породи, яка виступає як матеріальне джерело формування ґрунту;
- 2) наявність живих організмів;
- 3) рельєф місцевості, який впливає на характер трансформації гірської породи живими організмами і тип ґрунту, що формується;
- 4) клімат;
- 5) час, оскільки ґрунтоутворення є досить повільним процесом.

Але центральним фактором ґрунтоутворення все ж таки є живі організми. Саме вони в сукупній дії з іншими чотирма факторами утворюють зовсім нове біокосне природне тіло – ґрунт.

Екосистемні функції ґрунту різноманітні. Перш за все ґрунт забезпечує рослини поживними речовинами та водою. Тільки на ґрунті автотрофні зелені рослини повністю розкривають свій потенціал синтезу органічних речовин. Тому Л.О.Карпачевський (1989) правильно визначає родючість ґрунтів як їхню властивість, що полягає в здатності забезпечувати рослини живленням та водою. Хоча, однак, екосистемні функції ґрунтів набагато ширші.

Ґрунти впливають на рослини та тварини тим, що трансформують всі інші кліматичні фактори. Ґрунт може підсилювати дію окремих абіотичних факторів, відозмінювати цю дію, а то й взагалі гасити дію. Так, наприклад, чорноземи України здатні знижувати вплив атмосферної посухи за рахунок великої водоутримуючої здатності гумусу. Для функціонування екосистем велике значення має нейтралізуюча роль ґрунту. Вона полягає в здатності ґрунтів руйнувати біологічно шкідливі, токсичні речовини. Як було показано

А.М.Гродзинським (1965, 1973), в ґрунтах має місце нейтралізація алелопатично активних інгібіторів, що полегшує сумісне існування рослин в екосистемах.

Можна говорити і про консервуючу роль ґрунтів. У ґрунті протягом багатьох десятиків а то й сотень років добре зберігають свою життєздатність насіння. Ґрунт є оптимальним середовищем життя багатьох груп комах.

Структура ґрунту досить складна. Але в більшості типів виділяється невелике число основних горизонтів

А – гумусний горизонт, в якому зосереджена основна маса органічної речовини ґрунту. У його межах часто виділяють підстилку (А₀) та власне перегнійні горизонти (А_{1–3}); В – горизонт, який утримує в основному вже мінералізовані речовини що перемішані з перетвореною гірською породою; С – слабо змінена підстилаюча гірська порода.

Спеціалісти–ґрунтознавці користуються більш деталізованим поділом ґрунту на горизонти, але й наведена тут схема демонструє, що головним у ґрунті є гумусний горизонт. Степові ґрунти вміщують до 12 000 тонн гумусу на 1 га, а лісові – до 100 тонн. Гумусний горизонт ґрунту першим сприймає опад, що надходить на поверхню ґрунту. Саме в ньому починається переробка опадів рослин та залишків тіл тварин. Цю переробку називають гуміфікацією, бо вона завершується утворенням гумусу.

У процесі гуміфікації мертва органічна речовина використовується в їжу детритофагами та редуцентами, тобто комахами, бактеріями та грибами. Після переробки органічна речовина перетворюється на гумус – темну аморфну речовину досить складного хімічного складу. Гумус завдяки своїй структурі здатний запобігати вимиванню поживних речовин в більш глибокі горизонти ґрунту. Він поліпшує структуру ґрунту, надає їй грудкуватості, зв'язаності та забезпечує здатність утримувати в своїй товщі багато вологи.

Паралельно з гуміфікацією під впливом редуцентів у ґрунті йде процес мінералізації. Він полягає у вивільненні з органічних речовин іонів мінеральних елементів: фосфору, азоту, калію та ін. іонів мінеральних елементів, що утворюються в процесі мінералізації та складають головне джерело поживних

речовин для автотрофних зелених рослин. Мінеральні речовини, що складають поживу для рослин, запропоновано називати біогенними елементами. Ряд біогенних елементів використовується автотрофними рослинами у великих кількостях. Це макроелементи – азот, фосфор, калій та деякі інші. Але частина біогенних елементів потрібна рослинам тільки в дуже малих кількостях. Їх називають мікроелементами. До них належать потрібні під час фотосинтезу марганець та залізо, для азотного обміну – молібден, бор, кобальт і залізо, для загального ефективного метаболізму – марганець, кобальт та мідь.

Про те що гумус потрібен для родючості ґрунту, знали ще здавна. За вмістом гумусу ґрунти можна розділити на два основних типи:

- а) чорноземи з вмістом гумусу 7 – 10%;
- б) підзолисті ґрунти з вмістом гумусу до 2–3%.

Чорноземи складають головне природне багатство країн та народів, які володіють ними.

На властивості ґрунту накладає великий відбиток ще й материнська гірська порода. Особливо важливе для визначення властивостей ґрунту співвідношення в ньому піщаних та глинистих часток. За співвідношенням у ґрунті дрібних та великих часток ґрунти розподіляють на піщані, супіщані, суглинкові, глинисті та щебнисті.

Механічний склад та структура ґрунту досить суттєві для екосистемної функції. Піщані ґрунти (їх називають легкими) швидко висихають та нагріваються, але вони погано утримують у своїй товщі вологу та мінеральні речовини. Глинисті (важкі) ґрунти, навпаки добре утримують воду, але вони погано прогріваються весною та мають підвищену щільність. Найбільш родючі ґрунти проміжного типу – суглинкові.

Оптимальною для живих організмів вважається густина ґрунту, що дорівнює 1 г/см³. Вже при густині 1,4 г/см³ коріння росте погано та погіршуються умови для риючих тварин. Звичайно в суглинному ґрунті пори займають приблизно 50% об'єму, в піщаних – менше 50%, а в глинистих – 40–60%. Ґрунтові пори заповнені водою та повітрям. І той, і інший компоненти

важливі: вода необхідна для кореневих систем та ґрунтовим тваринам, повітря є джерелом кисню для дихання.

Склад ґрунтового повітря інший, ніж склад атмосферного. В ньому до 26% збільшений вміст вуглекислого газу. Це результат саме «дихання ґрунту», або, точніше, дихання всіх живих організмів, які знаходяться в товщі ґрунту. Вуглекислий газ ґрунту поступово переходить в атмосферу. У середньому з ґрунтів виділяється до 25 кг/га вуглекислого газу на годину. Активність ґрунтового дихання залежить від температури. Чим вона вища, тим більше ґрунт виділяє вуглекислого газу. Цей газ, що виділяється ґрунтом, є додатковим живленням для листків, що фотосинтезують, особливо тих, які розташовані в приземному ярусі та для низькорослих рослин. Це підживлення вуглекислим газом компенсує недостатню освітленість таких листків та рослин.

Вода в ґрунті є не тільки ресурсом для тварин та рослин, вона виступає як розчинник мінеральних речовин. Окрім цього, постійні вертикальні та горизонтальні переміщення води у ґрунтовому профілі забезпечують транспортування мінеральних речовин у різні ділянки ґрунту та сприяють його функціонуванню як одного цілого.

Ґрунти є динамічним утворенням. Швидкість процесу ґрунтоутворення залежить від типу материнської породи, клімату та активності живих організмів, що населяють його. На крихких вулканічних породах в умовах вологого клімату ґрунт формується за декілька десятків років. На гірських породах для утворення ґрунту необхідні століття і навіть тисячоліття.

Крім загального прогресивного односпрямованого розвитку, ґрунтам характерні періодичні коливання їх властивостей. Так, на півдні України добре виражені добові коливання властивостей ґрунту: вдень за рахунок високої

температури ґрунт підсихає, а вночі за рахунок капілярного підняття води вологість ґрунту знову збільшується. Має добову динаміку і дихання ґрунту. Максимум виділення вуглекислого газу з ґрунту спостерігається о 13 – 15 годині доби.

Ще більшими контрастами відрізняються сезонні зміни властивостей ґрунту. У цьому випадку спостерігаються закономірні зміни рН ґрунтового

розчину, вмісту в ґрунті мобільних форм азоту та калію та ін. У період активного росту рослин у ґрунтовому розчині відбувається зниження концентрації усіх макро– та мікроелементів. Суттєво змінюється за сезонами вологість ґрунту. Як було показано Г.В.Добровольським (1982), на луках у різні сезони може змінюватися навіть тип ґрунту: дернисто–луговий ґрунт, який так реєструється у весняний період, до середини літа трансформується у дернистий ґрунт, а болотно–луговий – у луговий ґрунт.

Відомі циклічні багаторічні коливання властивостей ґрунту, однак через відсутність тривалих стаціонарних спостережень, ці зміни погано вивчені.

Але незважаючи на динамічність ґрунту, порівняно з іншими компонентами екосистем, ґрунт найбільш стабільно зберігає свої основні властивості й структуру. У певній мірі ґрунт може розглядатися як своєрідна «пам'ять» екосистеми, яка протягом довгого часу зберігає в своїй структурі сліди зміни живого населення екосистеми.

3. Живі організми як середовище життя

Живі організми можуть бути середовищем існування в результаті *паразитизму*. Паразити поділяються на ектопаразитів або зовнішніх, та ендопаразитів, або внутрішніх. Паразити мають багато пристосувань, що допомагають їм утримуватися на хазяїні (різноманітні присоски, гачечки) або існувати в агресивному середовищі (шлунку, кишечнику) завдяки спеціальним захисним покривам. З іншого боку у багатьох паразитів можуть бути редуковані деякі органи і системи органів (травна система, зір, слух).

Деякі організми можуть бути середовищем життя в результаті *симбіозу*. Наприклад кишкова паличка існує в кишечнику людини. Вона сприяє травленню і виробляє вітамін В₁₂.

Живі організми також можуть бути середовищем існування в результаті *синойкії*. Прикладом можуть бути гали, що утворюються на гілках, черешках та листових пластинках дерев, рідше – на корінні. Комахи виділяють у них речовини, які прискорюють ріст клітин, внаслідок чого утворюються химерні нарости різних форм, в яких комахи відкладають яйця.

Мурахи влаштовують житла і ферми, на яких розводять гриби, в порожніх стеблах рослин.

4. Форми існування особин

З метою кращого пристосування до умов середовища (добування їжі, захисту потомства, розмноження) тварини можуть вести як поодинокий спосіб життя, так і утворювати численні угруповання.

Поодинокі форми існування особин характерна для зайців, сонечок.

Сімейна форма існує у ведмедів, бобрів, вовків, птахів до вильоту пташенят (пташенят годують або обоє батьків, або один, що надзвичайно важко, адже за підрахунками орнітологів пара великих синиць упродовж двох тижнів приносить їжу пташенят не менше 10 685 разів!). Кількість відкладених яєць часто залежить від їх безпеки: орли, що живуть у недоступних місцях, відкладають 1–2 яйця, перепілки, гніздо яких розташоване в траві і не захищене від ворогів, – до двох десятків.

Соціальні групи – невеликі групи тварин (прайди), які живуть разом. Так, леви утворюють невеликі групи, в яких самиці полюють і турбуються про потомство.

Колонії – це великі скупчення тварин. Кенійські щурки гніздяться на піщаних відслоненнях, формуючи колонії чисельністю до 225 пар. Часто в разі нестачі їжі кілька птахів обслуговують одну пару.

Колонії бджіл, термітів, мурах мають дуже складну організацію, в якій кожна група виконує свої соціальні функції (добуває їжу, прибирає житло, охороняє і вирощує потомство).

Надорганізми – найвищий ступінь взаємодії організмів у колонії з утворенням єдиної самодостатньої системи. Корал – це тисячі крихітних тварин – коралових поліпів, що злилися в єдиний кораловий організм.

Тема 7

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ

1. Загальна характеристика екологічних факторів: абіотичні, біотичні, антропогенні.

2. Характеристика дій екологічних факторів: оптимум дій фактора, екологічна валентність, лімітуючі фактори. Закон екологічної валентності В. Шелфорда. Сумісна дія екологічних факторів. Закон мінімуму (Ю. Лібіх). Правила Бергмана, Аллена, Глогера.

1. Загальна характеристика екологічних факторів: абіотичні, біотичні, антропогенні

Вплив середовища на організми зазвичай оцінюють через окремі фактори. Поняття умов екологія замінила поняттям фактора. *Екологічний фактор* – це будь-який нерозчленований далі елемент середовища, здатний прямо чи опосередковано впливати на живі організми хоча б упродовж однієї з фаз їх індивідуального розвитку.

Фактори поділяють на три групи: абіотичні (або фізико-хімічні), біотичні та антропогенні. До *абіотичних* належать кліматичні, атмосферні, ґрунтові (едафічні), геоморфологічні (орографічні), гідрологічні та ін. До *біотичних* належать фактори живої природи – вплив одних організмів або їх співтовариств на інші. Ці впливи можуть бути з боку рослин (фітогенні), тварин (зоогенні), мікроорганізмів, грибів тощо.

Антропогенні – це фактори людської діяльності. Серед них розрізняють фактори прямого впливу на організми (наприклад, промисел) і опосередкованого – вплив на місце проживання (наприклад, забруднення середовища, знищення рослинного покриву, будівництво гребель на ріках тощо).

Визначення екологічного фактора характеризується такими ознаками:

1) нерозчленованість даного елемента середовища. Наприклад, глибину водойми не можна розглядати як екологічний фактор, тому що глибина впливає на мешканців водойми не безпосередньо, а через збільшення тиску, зменшення освітлення, зниження температури, збільшення солоності, зменшення вмісту

кисню тощо. Саме температура, солоність, вміст кисню, освітленість, тиск та ін. виступають як екологічні фактори водойми, що впливають безпосередньо на живі організми;

2) дія екологічних факторів може бути не прямою, а опосередкованою, тобто в цьому разі вони діють через численні причинно–наслідкові зв'язки.

Розрізняють десять груп екологічних факторів (загальна кількість – близько 60), об'єднаних за певним показником: *за часом* – фактори часу (еволюційний, історичний, діючий), *періодичності* (періодичний і неперіодичний); *за середовищем виникнення* (атмосферні, водні, геоморфологічні фізіологічні, генетичні, екосистемні); *первинні та вторинні*; *за походженням* (космічні, біотичні, абіотичні, природно–антропогенні, техногенні, антропогенні); *за характером* (інформаційні, фізичні, хімічні, енергетичні термічні, біогенні, кліматичні, комплексні); *за спектром впливу* (вибіркової чи загальної дії); *за умовами дії*; *за об'єктом впливу* (летальні, екстремальні, обмежувальні, мутагенні, занепокоєння).

Прояв впливу факторів виражається в зміні життєдіяльності організмів. Це призводить до зміни чисельності популяції. При цьому слід зазначити такі закономірності:

1) за певних значень фактора складаються найсприятливіші умови для життєдіяльності організмів. Такі умови називають оптимальними, а відповідні значення фактора – оптимумом;

2) чим більше значення фактора відхиляється від оптимальних, тим сильніше пригнічується життєдіяльність особин. У зв'язку з цим виділяють зону їх нормальної життєдіяльності;

3) діапазон значень фактора, за межами якого нормальна життєдіяльність особин стає неможливою, називають межею витривалості. Розрізняють верхню і нижню межі витривалості. Діапазон значень фактора, за межами якого організм почувається пригнічено, називають зоною пригнічення (песимуму).

2. Характеристика дій екологічних факторів: оптимум дій фактора, екологічна валентність, лімітуючі фактори. Закон екологічної валентності

В. Шелфорда. Сумісна дія екологічних факторів. Закон мінімуму (Ю. Лібіх). Правила Бергмана, Аллена, Глогера.

Діапазон значень оптимуму й песимуму є критерієм для визначення екологічної *валентності* (екологічної толерантності; лат. «толеранція» – терпіння) – здатності організму пристосовуватися до змін умов середовища. Кількісно вона охоплює діапазон від нижнього песимуму (екологічний мінімум на шкалі фактора) до верхнього песимуму (екологічний максимум).



Рис. 1 Вплив інтенсивності фактора на життєдіяльність організму

У цьому полягає суть *закону екологічної валентності* (толерантності), сформульованого **В. Шелфордом** (1913): *діапазон значень зміни фактора верхнього й нижнього песимумів, за яких організми здатні пристосуватися до змін умов середовища, визначають межу витривалості*. Екологічна валентність різних видів може значно різнитися. Так, північні олені витримують коливання температури повітря від -55 до $+20...+30$ °С, а тропічні корали гинуть вже в разі зміни температури на $5-6$ °С.

За екологічною валентністю організми поділяють на стенобіонти і еврибіонти. *Стенобіонти* (грец. «стенос» – вузький та «біос» – життя) – організми, що можуть жити при дуже незначній зміні факторів середовища (температури, кислотності, вологості, солоності тощо). До стенобіонтів належать орхідеї, далекосхідний рябчик, форель та ін. *Еврибіонти* (грец. «еурі» – широкий) – організми, що можуть жити при значних змінах факторів середовища (колорадський жук, пацюки, вовки, таргани, очерет тощо).

Для визначення відносного ступеня толерантності в екології існує ряд термінів, в яких використовують згадані корені слів "стено—" і "еври—" (вузький і широкий):

- стенотермний – евритермний (стосовно температур);
- стеногідричний – евригідричний (стосовно води);
- стеногалинний – евригалинний (стосовно солоності);
- стенофагний – еврифагний (стосовно поживи);
- стеноойкний – евриойкний (стосовно місцезростання).

У стенотермних видів мінімум, оптимум і максимум зближені. Навіть невеликі зміни температури, які мало відбиваються на евритермному виді, для стенотермного є часто критичними. Слід зазначити, що стенотермні організми можуть бути толерантними до низьких температур (оліго–термних), до високих температур (політермних), або ж можуть мати проміжні властивості.

Ю.Одум ілюструє евритермність виду на прикладі риб, які живуть у водоймах пустель. Ці види одночасно і евритермні (температура води від 10 до 40°C), і евригалинні (солоність води тут буває від прісної до більш солоної, ніж у морі).

Як свідчать численні дослідження, організми не повністю залежать від фізичних умов середовища. Вони пристосовуються самі і змінюють умови середовища так, щоб послабити лімітуючий вплив температури, світла, води та інших фізичних факторів. Така компенсація факторів особливо ефективна на рівні угруповання, але можлива і на рівні виду (баобаб). Види з широким географічним поширенням майже завжди утворюють адаптовані до місцевих умов популяції, які називають екотипами.

Серед сукупності різних факторів виділяють *лімітуючі*, тобто такі, значення (рівень, доза) яких наближається до межі витривалості організму (значення фактора менше або більше від оптимуму). Поняття лімітуючого фактора започатковане законами мінімуму Лібіха (1840) і толерантності Шелфорда. Найчастіше лімітуючими факторами є температура, світло, тиск, біогенні речовини тощо.

Правило Лібіха, або інакше, закон обмежувального фактора (правило мінімуму), має таке тлумачення: в комплексі факторів сильніше діє той, який ближче до межі витривалості.

Правило взаємодії факторів полягає в тому, що одні фактори можуть підсилювати або пом'якшувати силу дії інших факторів. Наприклад, надлишок теплоти може якоюсь мірою пом'якшувати зниження вологості повітря. Проте це не означає, що фактори можуть взаємозамінятися.

Закон лімітуючого фактора лежить в основі теоретичного обґрунтування величини гранично допустимої концентрації (ГДК) або дози (ГДД) забрудників. Цілком зрозуміло, що стосовно забруднювальних речовин нижня межа толерантності не має значення, а верхня не повинна збільшуватися ні за яких умов. Тому ті порогові значення фактора, за яких в організмі ще не відбувається жодних необоротних патологічних змін, які встановлюють експериментально, і слід приймати як ГДК (ГДД).

Потрібно брати до уваги *закон рівнозначності умов життя: всі природні умови середовища, необхідні для життя, відіграють рівнозначні ролі.* З нього випливає *закон сукупної дії екологічних факторів. В природі екологічні фактори діють комплексно.* Це треба пам'ятати, оцінюючи вплив хімічних забрудників, коли «сумаційний» ефект (на негативну дію однієї речовини накладається негативна дія інших, а до цього додається вплив стресової ситуації, шумів, різних фізичних полів – радіаційного, теплового, гравітаційного чи електромагнітного) дуже змінює умовні значення ГДК, наведені в довідниках.

Екологічні фактори на рівні особини, популяції, виду і екосистеми впливають по-різному. На *рівні особин* абіотичні фактори впливають насамперед на поведінку тварин, змінюють трофічні відносини з середовищем і характер метаболізму, діють на здатність розмножуватися і плодючість, значною мірою визначають розвиток, швидкість росту і тривалість життя тварин і рослин. На *рівні популяції* абіотичні фактори діють на такі параметри, як народжуваність, смертність, середня тривалість життя особини, швидкість зростання популяції та її розміри. Останні визначають характер динаміки чисельності популяції і просторовий розподіл особин у ній. На *рівні виду* абіотичні умови середовища

проживання нерідко виступають як фактори, що визначають і обмежують географічне поширення.

Температурні умови можуть викликати географічну мінливість видів. Німецький фізіолог Карл Бергман (1847) встановив: *теплокровним тваринам зі сталою і притому високою температурою тіла в жаркому кліматі корисно випромінювати, а в холодному, навпаки, утримувати тепло (правило Бергмана).*

Друге морфолого–географічне правило, або правило *Аллена*, може бути сформульоване так: *у теплокровних тварин у напрямку до тропіків спостерігається подовження хвостів, вух, дзьобів, парних кінцівок і різного роду наростів – чубів, ріжків, комірців тощо.* Це правило поширюється на підвиди одного виду або на близькоспоріднені види.

Різниця в значеннях вологості на різних ділянках поверхні Землі позначається не лише на характері поширення тварин і рослин, а й на забарвленні хребетних тварин, про що говорить *правило Глогера: колір хребетних тварин, що проживають у країнах з вологим кліматом, як правило, темніший і яскравіший, ніж у географічних популяцій тих самих видів, поширених у країнах із сухим кліматом.*

На рівні екосистеми будь–який абіотичний фактор, що впливає на окремий вид, який входить до складу екосистеми, впливатиме і на саму екосистему, на її визначальні властивості. Дія абіотичних факторів може призвести до загибелі особин, що зумовить зменшення густоти популяцій, які входять до складу екосистеми. Це в кінцевому підсумку позначиться на видовому різноманітті, просторовому розподілі видів в екосистемі, на характері їх взаємодії один з одним.

Тема 8

ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ (6 год)

1. Вплив абіотичних факторів на організми: промениста енергія, температура, освітлюваність, повітря, вітер, з'їдання і витоштування, тиск.
2. Комплексні групи чинників: едафічні (грунт), вода, орографічні (рельєф), кліматичні.

1. Вплив абіотичних факторів на організми: промениста енергія, температура, освітлюваність, повітря, вітер, з'їдання і витоштування, тиск.

Промениста енергія, або сонячна радіація, є основним джерелом життя на Землі. Якщо не брати до уваги невеликої кількості енергії, яка йде від розпечених надр земної кулі, то вся енергія, отримувана поверхнею Землі, надходить від Сонця. З екологічної точки зору лише інфрачервоні, видимі і ультрафіолетові промені відіграють біологічну роль.

Кількість променистої енергії, яка проходить через атмосферу, є практично постійною. Цю величину називають сонячною сталою.

Частина радіації, відбита від хмар, надходить до космічного простору, не доходячи до поверхні Землі. Інша частина, яка становить приблизно 20% інфраструктурної частини спектра, поглинається водяними парами і бере участь у нагріванні повітря. Озон поглинає більшу частину ультрафіолетового проміння. Решта променів досягає поверхні Землі або в формі прямої, або ж розсіяної радіації.

Розсіяна радіація зумовлена, з одного боку, молекулами атмосферних газів (це й надає небу блакитного кольору), з іншого – твердими частинами, що надає небу білуватого або сіруватого відтінку, особливо над великими містами.

Кількість радіації, яка доходить до поверхні Землі, залежить від кута падіння сонячних променів і прозорості атмосфери, від дня чи ночі.

Температура

Північна півкуля тепліша південної, а термічний екватор знаходиться майже весь у північній півкулі.

У тропічних районах добові коливання температури перевершують річні (тобто різницю між середніми температурами найтеплішого і найхолоднішого

місяців), що визначає важливі біологічні наслідки: в широколистяних дощових лісах різноманіття життя досягає максимуму. В позатропічних районах, навпаки, тепловий режим протягом року виражений чітко: в північній півкулі січень найхолодніший місяць, а липень, навпаки, найтепліший; в південній півкулі спостерігаємо протилежне. Врахування цих крайніх температур у біології є дуже важливим.

Сонячна енергія не лише забезпечує рослини світлом, але й створює такі температурні умови, які необхідні для їх життєдіяльності. Як світловий, так і температурний режими змінюються на Землі протягом року, доби. Вони залежать від широти місцевості, висоти над рівнем моря, а також місцевих факторів – характеру вітрів, близькості теплих чи холодних течій, льодовиків, кольору ґрунтів тощо. Причому нагрівання Землі відбувається тим швидше, чим прозоріша атмосфера в момент освітлення і чим вище стоїть сонце над горизонтом.

Залежно від температури на Землі, починаючи від екватора, виділяють декілька кліматичних зон:

1. Тропічна. Мінімальна середня температура понад $+16^{\circ}\text{C}$. Місячні і річні коливання дуже малі. Вегетаційний період триває цілорічно.

2. Субтропічна. Вегетаційний період триває цілорічно, але протягом 1–4 місяців спостерігається зниження температури. Теплові коливання значніші, ніж у тропічній зоні.

3. Помірно тепла. Максимальна середня температура вища 0°C , але нижча $+16^{\circ}\text{C}$. Помітний перепад зимових температур. Проте перерви у вегетації через нестачу тепла немає, але теплолюбних рослин у флорі дуже мало.

4. Помірно холодна. Середня річна температура вища 0°C . Чітко виділяються сезони року. Найтепліший місяць – липень, його середня температура становить понад $+10^{\circ}\text{C}$. Вегетаційний період триває 7–8 місяців і переривається через нестачу тепла наприкінці осені. Однак деревна рослинність може тут існувати, витримуючи досить низькі температури.

5. Холодна полярна. Середньорічна температура території Крайньої Півночі (окрім Кольського п-ва, який омивається Гольфстрімом) нижче 0°C . Середня липнева температура менше 10°C . Вегетаційний період триває 3,5–4

місяці, а саме літо – 2–3 місяці. Протягом усього вегетаційного періоду спостерігаються нічні заморозки.

Перехід від одної зони до іншої здійснюється поступово, і на кожний градус широти середня температура зменшується приблизно на $0,5^{\circ}$. Зниження середньої річної температури спостерігається і з підвищенням над рівнем моря. Найтепліші нижні пояси, найхолодніші – найвищі.

За здатністю витримувати коливання температури організми поділяють на *евритермних* і *стенотермних*.

Фізіологи давно встановили, що багато процесів, які відбуваються в рослинах, залежать від трьох температурних величин: мінімальної, оптимальної та максимальної. При мінімальній температурі процес лише починається, при оптимальній він перебігає найінтенсивніше, при максимальній припиняється.

Від температури значною мірою залежить хід фотосинтезу та транспірації. У більшості рослин найінтенсивніше фотосинтез протікає при температурі понад $+20-25^{\circ}\text{C}$. Встановлено, що при температурі понад $+30-35^{\circ}\text{C}$ процес фотосинтезу сповільнюється, а при температурі $+40-45^{\circ}\text{C}$ припиняється. Проходження температурних порогів під наметом лісу залежить від висоти над земною поверхнею.

Хід температури впливає на процес нагромадження органічної речовини. Багато в чому він подібний до процесу фотосинтезу, але на нього впливає інтенсивність процесу дихання, яка при підвищенні температури швидко зростає, а при зниженні – падає. З підвищенням температури на кожні 10°C швидкість хімічних реакцій при диханні майже подвоюється. Якщо рослина не має спеціальних пристосувань для захисту від дії високих температур, то при нагріванні до $+50^{\circ}\text{C}$ рослини гинуть. Наприклад, пошкодження листя картоплі

спостерігається вже при температурі $+40^{\circ}\text{C}$. Однак в умовах, де високі температури є звичайним явищем і тривають довший час, більшість рослин пристосувались переносити жаркий період у стані анабіозу.

Температура впливає на кореневе харчування рослин. Цей процес можливий лише тоді, коли температура ґрунту буде на декілька градусів нижча температури повітря. Якщо температура ґрунту і повітря однакова ($+22^{\circ}\text{C}$), то стан рослин різко погіршується і вони не дають квітів (льон, гречка). При

подальшому підвищенні температури ґрунту до $+34^{\circ}\text{C}$ починався відпад вершкових бруньок, стебел, а згодом гинула вся рослина. Негативно впливають на рослину і такі умови, коли температура ґрунту є низькою, а повітря – високою. Це призводить до послаблення всмоктування поживних речовин.

Стосовно температури як екологічного фактора розрізняють дві групи рослин: *теплолюбні (термофіли)* і *холодолюбні (психрофіли)* або на три групи: *термофільні, кріофільні і мезотермні*. Теплолюбними називають рослини, які добре розвиваються в умовах високих температур, холодолюбними – рослини, які можуть рости в умовах досить низьких температур.

Справжніми термофілами є рослини–вихідці з тропічних районів. Вони зовсім не переносять низьких температур і гинуть уже при 0°C . Під час настання холодів термофіли починають хворіти і гинуть навіть без фізичного заморожування. Причиною є порушення обміну речовин, яке веде до "простуди" організму.

Багато термофільних видів можуть переносити дуже високі температури (верблюжа колючка $+70^{\circ}\text{C}$, синьо–зелені водорості $+75^{\circ}\text{C}$). Однак у більшості рослин уже при температурі $+40^{\circ}\text{C}$ спостерігаються ознаки пригнічення, а при $45\text{--}50^{\circ}\text{C}$ багато з них гине. Загибель рослин при високих температурах багато в чому пояснюється дією аміаку, що нагромаджується в тканинах у процесі розпаду білків й амінокислот, а також дією інших речовин типу токсинів, які отруюють цитоплазму. При температурі від $+50^{\circ}\text{C}$ і вище до цієї отруюючої дії приєднується згорання цитоплазми, що прискорює процес відмирання.

У жаростійких рослин розвинута здатність нагромаджувати органічні кислоти, які зв'язують аміак, роблячи його нешкідливим для рослин. Крім жаростійких клітин і тканин ці види в процесі еволюції здобули такі захисні властивості, як скорочення поверхні рослин, розвиток волосків, поява ефірних залоз, виділення солей, кристали яких заломлюють сонячне проміння, а також поширений анабіоз – тимчасове припинення або уповільнення життєвих процесів.

Однак фактор високих температур діє не один, він опосередковано змінює весь комплекс умов місцезростання, особливо вологість середовища як

атмосферну, так і ґрунтову. Ось тоді для рослин створюються суворі умови зневоднення організму, які часто призводять до їх всихання.

Часто рослини страждають від низьких температур. Як свідчить статистика, щорічно народне господарство втрачає частину врожаю польових, плодових і субтропічних культур через пошкодження їх у зимовий період. Люди з давніх–давен займалися захистом рослин від вимерзання: снігозатримання, окурення садів під час цвітіння, покриття сходів гіллям, пристінна посадка субтропічних рослин (клематиси).

Відносно погодних умов рослини поділяють на *морозостійкі* та *неморозостійкі*.

За ступенем адаптації до умов крайнього дефіциту тепла можна виділити три групи рослин:

1. *Нехолодостійкі* – сильно пошкоджуються або гинуть при температурах, вищих за точку замерзання води. Загибель пов'язана з інактивацією ферментів, порушенням обміну нуклеїнових кислот і білків, руйнуванням мембран і припиненням дії асиміляторів. Це рослини дощових тропічних лісів, водорості теплих морів.

2. *Неморозостійкі* – переносять низькі температури, але гинуть, як тільки у тканинах починає утворюватись лід. При настанні холодного періоду року в них підвищується концентрація осмотично активних речовин у клітинному соці і цитоплазмі, що знижує точку замерзання до -5° – 7°C . Вода у клітинах може охолоджуватися нижче точки замерзання без остаточного утворення льоду. Переохолоджений стан нестійкий і триває до кількох годин, що дає змогу рослинам переносити приморозки. Це стосується вічнозелених субтропічних видів. У період вегетації всі листяні рослини неморозостійкі.

3. *Морозостійкі*, або *льодостійкі* – ростуть у регіонах з сезонним кліматом і холодними зимами. Під час сильних морозів наземні органи дерев і чагарників промерзають, але зберігають життєвість. Ці рослини, готуючись до морозів, поступово проходять попереднє загартовування після того, як закінчаться ростові процеси. Загартовування – це нагромадження у клітинах цукрів (до 20–30%), похідних вуглеводів, деяких амінокислот та інших захисних речовин, які зв'язують воду. Після закінчення зимового спокою

загартування втрачається. Весняні приморозки, які настають раптово, можуть пошкодити ростові пагони і особливо квіти навіть у морозостійких рослин.

За ступенем адаптації до високих температур виділяють такі групи організмів:

1) *нежаростійкі* – пошкоджуються вже при температурі 30–40°C. (водні квіткові, наземні мезофіти);

2) *жаровитривалі еукаріоти* – рослини сухих місцезростань з сильною інсоляцією (стеги, пустелі, савани, сухі субтропіки і т.п.) переносять півгодинне нагрівання до 50–60°C;

3) *жаростійкі прокаріоти* – термофільні бактерії і деякі види синьо-зелених водоростей, які можуть жити в гарячих джерелах при температурі 85–90°C.

Відома ще одна група рослин, які витримують температуру пожеж, що сягає сотень градусів. Їх називають *пірофгтами* (рослини саван з грубою корою і товстошкірим насінням).

Температурні адаптації тварин мають свої особливості, які можна згрупувати в три види:

1) хімічна терморегуляція – активне збільшення теплопродукції у відповідь на зниження температури (джмелі розігрівають тіло тремтінням);

2) фізична терморегуляція – зміна рівня тепловіддачі, завдяки особливостям

волосяного чи пір'яного покриву, розподілу жирових запасів, деталям будови кров'яної системи, можливості випаровування тощо;

3) поведінка організмів – переміщуючись у просторі або змінюючи свою поведінку, позу (сарана в пустелі), місце перебування (міграція, зимування, діапауза) (карликова африканська змія у норі), будуючи житла (мурахи) тварини можуть активно уникати критичних температур.

Вивчаючи взаємозв'язки між організмами та температурою оточуючого середовища, усі організми поділяють на теплокровні та холонокровні. Однак ці терміни є суб'єктивними і неточними. Тому часто віддають перевагу класифікації організмів на гомойотермні і пойкилотермні. *Гомойотермні* організми при зміні температури оточуючого середовища підтримують

приблизно постійну температуру тіла, тоді як у *пойкілотермних* організмів вона змінюється. Проте і ця класифікація має один суттєвий недолік: навіть у таких класичних гомойотермних тварин, як птахи і ссавці, під час зимової сплячки чи оціпеніння температура тіла знижується. Водночас у деяких пойкилотермних видів (наприклад, в антарктичних риб) вона коливається в межах якихось часток градуса, оскільки температура їхнього оточуючого середовища є практично постійною.

Вдалим вважається поділ організмів на ендотермні та ектотермні. *Ендотермні* організми регулюють температуру тіла за рахунок внутрішньої терморегуляції, а *екзотермні* розраховують на зовнішні джерела. Такий поділ, власне кажучи, відповідає різниці між птахами і ссавцями (ендотермами), з одного боку, та іншими тваринами, рослинами, грибами і простішими (екзотермами) – з іншого. Однак і цей поділ не є абсолютним. Багато плазунів, риб і комах (наприклад, бджоли, метелики і бабки) можуть деякий час регулювати температуру тіла, використовуючи для цього вироблене всередині організму тепло. В деяких рослин (наприклад, тюльпанове дерево) метаболічне тепло підтримує відносно постійну температуру всередині квітів. Однак деякі птахи і ссавці при незвичайно низьких температурах ослаблюють або ж зупиняють ендотермічну регуляцію температури тіла.

Всі організми одержують тепло із оточуючого середовища і віддають його також в оточуюче середовище. Крім того, вони виробляють його самі, хоча б в якості побічного продукту обміну речовин.

Екзотерми (пойкілотерми) повністю залежать від зовнішніх джерел тепла: тварина може переміститися в тепліше місце лише в тому випадку, якщо таке місце знайдеться, а зігрітися на сонці лише тоді, коли воно світить. Регулювання температури вимагає значної затрати енергії, яка йде і на утворення відбиваючої кутикули (у рослин), і на переміщення у відповідне місце (у тварин). До того ж, тварина, підставляючи своє тіло теплу, ризикує потрапити на очі хижаку.

Швидкість утворення тепла ендотермними (гомойотемними) організмами контролюється термостатичною системою головного мозку. Температура їхнього тіла підтримується на постійному рівні (35–40°C), і тому вони, як

правило, віддають тепло оточуючому середовищу. Витрати тепла сповільнюються завдяки теплоізоляції у вигляді хутра, пір'я чи підшкірного жиру і т.п. Якщо ж швидкість тепловіддачі необхідно підвищити, то і цього можна досягти шляхом регуляції підшкірного кровообігу, а також за допомогою ряду інших фізіологічних пристосувань, які є і в екзотермів, наприклад, за допомогою інтенсивного дихання або просто вибору зручного місця.

Було б помилковим стверджувати, що екзотерми "примітивні", а ендотерми "прогресивні". Як для ендотермів, так і для екзотермів характерні наявність температурного оптимуму (тобто такої температури оточуючого середовища, при якій енергозатрати мінімальні), а також верхньої та нижньої температур, за межами яких здатність організму до регулювання температури тіла виявляється недостатнього. При цьому в міру віддалення в обидва боки оптимального значення температура середовища стає все менш сприятливою для тривалого існування організмів, оскільки в обмін на переваги, які має гомойотермний організм, при таких температурах доводиться витратити все більше і більше енергії.

До екологічних факторів належить термоізолююча властивість снігового покриву, який відіграє величезну захисну роль в існуванні багатьох звірів, котрі мають обмежену здатність до терморегуляції (миші, полівки, землерийки), у зимовий період. Однак під снігом ховаються і крупні звірі – ведмідь, лосі, олені. Сніг є місцем відпочинку і притулку для багатьох звірів і птахів: лисиць, зайців, вовків, косуль; рябчиків, білих куріпок, глухарів, тетеревів.

Водночас сніжні зими часто ускладнюють існування зимуючих птахів і звірів, коли вони гинуть через нестачу корму, який важко добути з-під снігу.

Освітлюваність

Екологічне значення освітлюваності характеризується трьома аспектами – тривалістю, інтенсивністю і характером (тобто довжиною хвилі світлового потоку). Інтенсивність і характер освітлюваності піддані сильній мінливості під впливом місцевих факторів і відбиваються в основному на мезо– і мікрокліматі.

Зупинимося лише на тривалості дії світла. Відомо, що вісь Землі нахилена до площини екліптики під кутом $66^{\circ} 33'$. Цей нахил зумовлює неоднаковість

тривалості дня та ночі. У період рівнодення 21 березня і 23 вересня день і ніч на всій Землі мають однакову тривалість.

Важливу роль тут відіграє падіння сонячного проміння, поглинання якого атмосферою тим більше, чим менший кут.

Розглядаючи екологічне значення світла, слід відзначити його основну роль у фотосинтезі зелених рослин, оскільки воно сприяє утворенню органічної речовини – рослинної біомаси, тобто первинної біологічної продукції, від трансформації і використання якої залежить життя на Землі.

Для рослин важливі промені *видимої та невидимої частин спектра*, особливо оранжево–червоні (0,65–0,68 мкм) і синьо–фіолетові (0,40–0,50 мкм). Найменше поглинаються жовто–сині (0,50–0,60), майже не поглинаються інфрачервоні. Причому "далеке" інфрачервоне проміння (довжина хвилі понад 1,05 мкм) бере участь у теплообміні рослин, а тому проявляє певний позитивний вплив, особливо при дії низьких температур оточуючого середовища.

В умовах високих температур інфрачервона радіація негативно впливає на рослини. Справа в тому, що це проміння поглинається головним чином не пігментами листя, а водою, яка міститься в тканинах і плазмі клітини, отже, воно може призвести до перегріву рослин.

Великою активністю відрізняються ультрафіолетові промені (0,06– 0,30 мкм). Одні з них, які негативно впливають на рослини, не досягають поверхні Землі; їх затримує озоновий шар і різні частинки у верхній частині атмосферного купола Землі. Земної поверхні досягають найдовші з ультрафіолетових променів – з довжиною хвилі 0,38–0,40 мкм, так звані "близькі". Вони сприяють фотосинтезу рослин, особливо якщо останні одержують ці промені в помірних дозах. У таких випадках вони стимулюють ріст і розмноження клітин, сприяють синтезу високоактивних біологічних сполук, підвищуючи в рослинах вміст вітамінів, антибіотиків, а отже, й стійкість рослинних клітин до захворювань.

Сонячну енергію, яку зелені рослини поглинають і використовують у процесі фотосинтезу, називають *фізіологічно активною радіацією* або скорочено ФАР, яка обмежена довжиною хвиль 0,38–0,71 мкм, але і в цих

межах вона неоднаково поглинається рослинами. Активність ФАР залежить від присутності в рослині кольорових пігментів: хлорофілів, каротиноїдів фікоціанів та інших, які вибірково працюють у спектрах ФАР

Зелені пігменти (хлорофіли) мають два основних максимуми поглинання – в червоній і синьо-фіолетовій частинах спектра. Каротиноїди ж поглинають окремі промені лише в синьо-фіолетовій частині спектра. Активність ФАР і вплив хвиль окремих частин спектрів залежить від кута падіння променя, прозорості атмосфери, розсіювання тощо.

В житті рослин велике значення має також *кількість падаючого світла*, тобто інтенсивність освітлення. Як відомо, вона залежить передусім від широтності і протягом вегетаційного періоду змінюється. В містах через забруднення атмосфери освітлюваність на 5–15% нижча, ніж в приміських зонах. Рослинний покрив, особливо деревні угруповання, пропускають під намет лише незначну частину світла – 5–10%.

У рослин у процесі природного відбору виникли численні пристосування, які дають їм змогу жити в різних умовах освітлюваності. За ставленням до світла рослини поділяють на три групи: світлолюбні, тіньлюбні та тіньовитривалі.

Світлолюбні рослини, або геліофіти, можуть нормально розвиватись лише при достатньо яскравому світлі. Прикладом можуть служити лучні трави – райграс високий, тимофіївка лучна; рослини степів – ковила, перекотиполе; пустель – верблюжа колючка, саксаул, кактуси. З лісових рослин – це дерева першого ярусу та трави-ефемери, які розвиваються до розпускання листя дерев і чагарників (анемона, ряст).

Тіньлюбні рослини, або сціофіти, розвиваються в умовах досить слабкої освітлюваності. При яскравому освітленні, особливо в умовах конкуренції з іншими видами, вони жити не можуть. До тіньлюбних належать рослини, які живуть у нижніх ярусах фітоценозів (кислиця, веснівка дволиста, копитняк, вороняче око).

Тіньовитривалі види, або факультативні геліофіти, як правило, рослини помірних зон – лісові та лучні трави: тонконіг лучний, костриця червона,

суниці лісові, грястиця збірна, а серед дерев – липа, черемха, горобина, смерека тощо.

У деяких організмів спостерігається явище *геліотропізму* (соняшник).

Чітка вираженість світлолюбності (чи тіньолюбності) властива, головним чином, видам, вузькоприспособованим до світла (стенотипам). У широкоприспособованих видів, до яких належать тіньовитривалі рослини, проявляються риси то одних, то інших екологічних форм. Водночас світлолюбні і тіньолюбні види мають свої характерні риси (класичний приклад кульбаби і сосни). Якщо взяти органи світлолюбних і тіньолюбних рослин, наприклад, кореневу систему, стебло і листя, то вони будуть значно відрізнятися за структурою, розмірами тощо. По-різному перебігає в них процес фотосинтезу.

Рослини упродовж життя потребують неоднакової кількості світла. Більшість деревних видів у молоді роки є справжніми тіньолюбами: клен гостролистий, бук, смерека, ялиця.

На рослини впливають не лише інтенсивність і якість світла, але й *тривалість освітлення*. З цим пов'язані добовий і сезонний ритми розвитку активності рослин, названі *фотоперіодизмом*.

Розрізняють *два типи фотоперіодизму*: короткоденний і довгоденний. Відомо, що довжина світлового дня, крім періоду року, визначається географічним положенням місцевості. Короткоденні види ростуть в основному у низьких широтах, а довгоденні – у помірних і високих. У видів з широким ареалом північні особини можуть відрізнятися за типом фотоперіодизму від південних. Таким чином, тип періодизму – це не екологічна, а систематична особливість виду.

У довгоденних рослин і тварин довгі весняні та ранньолітні дні стимулюють ростові процеси і підготовку до розмноження. Скорочені дні другої половини літа й осені гальмують ріст рослин і зумовлюють процеси підготовки до зими. Закономірність сезонного розвитку природи вивчає прикладна галузь екології – фенологія (наука про явища).

Пов'язані із освітленістю і температурним режимом життєві форми рослин: епіфіти, фанерофіти, криптофіти (клубневі) і терофіти (однорічники)

Світло є важливим фактором, який впливає на процеси розмноження рослин і тварин. У багатьох рослин нестача світла гальмує цвітіння, а отже, і розмноження. Мохи, які ростуть в умовах світлового дефіциту, розвивають лише вегетативні органи. Для багатьох тварин тривалість дня є фактором, що регулює ритм розмноження.

Сприйняття світлових сигналів тваринами відбувається за допомогою органів зору. Подразнення передаються через нервову систему, відомі три шляхи впливу їх на систему розмноження. Перший пов'язаний з ендокринною системою, яка виділенням гормонів ініціює статевий цикл. Другий шлях – це вплив через кормовий фактор. У багатьох тварин світло стимулює потребу в їжі, прискорює перебіг процесів розвитку, які зумовлюють дозрівання статевих органів. І нарешті, третій шлях – це безпосередня дія видимого випромінювання. Крім того, його підсилення може впливати на процеси розмноження.

За відношенням до світла тварин часто поділяють на *фотофілів* (півень) і *фотофобів* (кажани).

Інтенсивність освітлення впливає на активність тварин. Тварини можуть вести денний (метелики, ящірки), присмерковий (комарі, хрущі) або нічний (сова, гримуча змія) спосіб життя.

Часто світло виступає як *фотоперіодичний* стимулятор. Щоб рослина могла вступити в черговий цикл росту і розвитку, їй потрібно пережити холод і одержати таким чином фізіологічне підтвердження того, що зима минула. Тоді поряд з температурою й іншими стимулами виступає світло у вигляді тривалості фотоперіоду, сигналізуючи про припинення періоду спокою (і відповідно початок вегетації). Наприклад, для проростання насіння берези повислої (*Betula pendula*) такий фотоперіодичний стимул просто необхідний. Правда, якщо насіння берези охолоджувати, то воно проростає і без світлового стимулу.

Фотоперіодизм тісно пов'язаний з відомим механізмом біологічного годинника і служить універсальним засобом регулювання функцій у часі. Біологічний годинник зв'язує між собою ритми факторів середовища і фізіологічні, даючи змогу організмам передбачати добову, сезонну, припливно-відпливну й іншу періодичність. Характерним є те, що хоча вищі рослини і

тварини різко відрізняються морфологічною будовою, зв'язки з фотоперіодичністю середовища у них подібні. Справа в тому, що довжина дня живими організмами сприймається чутливими рецепторами, такими, як око у тварин або спеціальний пігмент в листях рослин, а ці рецептори, в свою чергу, активізують один або декілька ланцюгових механізмів, які включають гормони і ферменти, зумовлюючи відповідний фізіологічний або поведінковий ефекти. Правда, сьогодні точно не відомо, який компонент цієї послідовності вимірює час.

Повітря

Повітря як екологічний фактор має для рослин особливе значення, оскільки є не лише середовищем, у якому відбуваються життєві процеси, але і одним із джерел споживання. Майже 50% сухої маси рослин становить вуглець, засвоєний ними з повітря.

Чисте і сухе повітря являє собою суміш газів: основні з них – азот I (78,08%), кисень (20,95%), аргон (0,93%) та вуглекислий газ (0,03%). Решта газів представлена незначними частками.

Повітря майже ніколи не буває сухим, в ньому завжди присутня водяна пара, частка якої в повітрі сягає 4%, а деколи – лише 0,01% загального об'єму. Крім того, у ньому часто присутні фізичні домішки природного і антропогенного походження: пилок і спори рослин, пил, сажа тощо. Тому повітряне середовище вважається двофазним (повітря + твердий субстрат). У перезволоженому повітрі "народжуються" кислі дощі.

Атмосферні гази діють на рослини неоднаково. Наприклад, у глинистих ущільнених ґрунтах нестача кисню веде до руйнування фізіологічного процесу і навіть до морфогенезу. Брак азоту у повітрі може призвести до зниження продуктивності азотобактерій – бульбашкових бактерій, для яких він є продуктом споживання. Однак кисень і азот не відіграють такої ролі, як вуглекислий газ. Навіть незначні коливання його вмісту є дуже важливими для фотосинтезу. Деяке збалансування вуглекислого газу в повітрі зумовлює підвищення ефективності фотосинтезу, але вже при його вмісті понад 26,5% асиміляційний процес послаблюється або ж зовсім припиняється. До речі, під час інтенсивної вегетації (червень, липень) вміст вуглекислого газу в повітрі

лісу менший, ніж восени. Вночі його кількість є більша, ніж у сонячний день. Повітряне середовище створює сприятливі умови для розвитку ґрунту, який визначає можливість відносно замкнутого кругообігу речовин в екосистемах навіть малого масштабу.

Екологічно важливі в житті рослини є різні домішки, які містяться в повітрі. Однак деякі з них згубно впливають на рослини. Наприклад, сірчистий газ, попадаючи в клітини рослин, порушує ферментативну діяльність, зумовлює зсідання колоїдів, порушує обмін речовин. Особливо чутливі до сірчистого газу гриби, лишайники, хвойні рослини, менш чутливі – покритонасінні. Шкідливий вплив на рослини проявляється при його концентрації в межах 0,0001%, а при 0,001–0,01% спостерігається їх сильне пошкодження.

Негативно впливають на рослини вихлопні гази автомобілів, в яких міститься досить багато окислу вуглецю та сірчистого газу. Рослини реагують на забруднення повітря газами передчасним пожовтінням і поступовим опаданням хвої та листя.

Вітер

Важливу роль у житті рослин відіграє вітер. Вітер – це переміщення мас повітря вздовж поверхні Землі, під час якого вирівнюється концентрація окремих його частин, посилюється газообмін в атмосфері і ґрунті. Вітер посилює випаровування і приносить вологу.

Вплив вітру на рослинні організми може бути прямим і опосередкованим. До прямого слід віднести обламування гілок і сучків, викривлення стебел, зривання листя і плодів тощо.

Водночас вітер відіграє значну роль у фізіологічній діяльності організмів: прискорює транспірацію, а разом з нею посилює поглинання поживних речовин із ґрунту. Вітер підносить з нижчих приземних шарів до крон дерев вуглекислий газ, посилюючи асиміляційні процеси.

У холодних зонах з бідною фауною комах вітер відіграє домінуючу роль у запиленні рослин. Цим пояснюється поширеність *анемофільних* видів рослин в Ісландії, Гренландії, на Новій Землі і Шпіцбергені, де їх кількість коливається в межах 30 – 38%.

Сильні протяжні вітри, особливо в горах та на узбережжях морів і океанів, впливають на форму і положення дерев. Оригінальний "сплячий" сосняк (з сосни кримської) трапляється в знаменитому Алупкінському парку (Південний берег Криму), де стовбури дерев під впливом морських вітрів нахилилися низько до землі. Часто на узбережжі морів трапляються дерева з прапороподібного кроною.

Вітер відіграє також важливу роль в *анемохорії* – поширенні організмів. Спори мохів переносяться вітрами на віддаль понад 2000 км. Деякі бабки можуть за допомогою вітру подолати відстань близько 900 км. Павуки, підвішені на нитках "бабиного літа", трапляються на віддалі 400 км від ближньої суші. Поширене переміщення рослин вітром у вигляді перекотиполя степовими і сніговими просторами. В Альпах цей тип переміщення трапляється в 61 виду мохів.

Вітер, якщо його швидкість є незначною, переносить запахи, які вловлюють тварини. Відоме дослідження В.М.Беклемішева про поширення малярійного комара. Виявляється, що вдень він "відсипається" у вологих старицях річок, а ввечері, коли волога стікається долинами і ярами з віддалених місць, комахи одержують нюхову інформацію про розташування людей чи худоби, кров'ю яких вони живляться. Цей трофічний канал є одночасно каналом перенесення малярії.

З'їдання і вигоптування рослин на луках змінює співвідношення між видами (окремі рослини, зокрема відкашник, будяк, захищаються від виїдання голками, молочай –гірким соком), сприяє посиленню вітрової і водної ерозії.

Тиск

Значно впливає на організми атмосферний тиск. Якщо вплив цього явища на рослини не встановлений, то тварини сильно реагують на зміни тиску. Однак багато ссавців, птахів і комах добре переносять високий чи низький стабільний тиск. Наприклад, представник зайцеподібних – пищуха трапляється в Гімалаях на висоті 6125 м. Під час міграції журавлі піднімаються на висоту 2500 м, голуби – 2400 м, граки – 2400 м. Водночас відомі факти, коли переміщення тварин на великі висоти призводило до безпліддя (коні, свині, кури, барани). З цієї причини столиця Перу була перенесена конкістадорами в Ліму.

2. Комплексні групи чинників: едафічні (грунт), вода, орографічні (рельєф), кліматичні.

Комплексні групи чинників Едафічні (грунт)

Едафічні (від грецьк. едафос – грунт, земля) факторії – це ґрунтові умови, що впливають на життя і поширення живих організмів. Як відомо, живі організми існують не лише в ґрунті, а й у місцях, де його ще немає: скелі, дюни, терикони, кар'єри. Тому під едафічним фактором уявляється значно ширше коло умов, ніж ґрунт. Едафічні (ґрунтові) чинники відносяться до групи комплексних екологічних чинників.

Ґрунти відрізняються за хімічним складом, фізичними і структурно-механічними властивостями, тому і ростуть на них пристосовані види.

П.С. Погребняк (1968) склав шкалу відношення деревних порід до загальної родючості, кислотності і засоленості ґрунтів:

оліготрофи (маловимогливі до родючості ґрунту): ялівець, сосна гірська, сосна звичайна, береза повисла, акація біла, сосна чорна;

мезотрофні (середньовибагливі): береза пухнаста, осика, сосна Веймутова, горобина, берека, верба козяча, дуб північний, дуб скельний, дуб звичайний, вільха чорна, каштан їстівний;

мегатрофні (вибагливі): клен гостролистий, клен-явір, граб, бук, ялиця, осокір, клен польовий, бархат амурський, верба біла, верба ламка, ільм, ясен, горіх грецький;

ацидофілії (надають перевагу кислим ґрунтам): смерека, сосна звичайна, сосна кедрова, ялиця, модрина, береза, осика, горобина, каштан їстівний, граб, азалія, рододендрон;

кальцієфіли (надають перевагу лужним ґрунтам): берест, акація біла, сосна кримська, бирючина, айлант, скумпія;

нітрофіли (азотолюби): берест, більшість тополь і деревовидних верб, черемха, бузина, бруслина європейська;

азотобактери (азотозбирачі, на коріннях яких селяться аеробні бактерії, які здатні фіксувати молекулярний азот повітря і перетворювати його в доступний для рослин стан – азотні сполуки): акація біла, акація жовта, вільха

чорна, сіра і зелена, софора, акація піщана, лох, обліпиха, аморфа, леспедеція, дрібні бобові чагарники – піхурник, дереза, рокитник (зіновать), дрік;

галофіти (солестійкі): чорний саксаул, тамарикс, лох, обліпиха, шовковиця, сосна приморська, клен татарський, берест дрібнолистий, айлант, гледичія, софора, акація біла, берест, груша, дуб звичайний ранній;

алкаліфіли (відносно стійкі до лужної реакції ґрунтів – солонцюватості): тамарикс, акація біла, груша, берест, звичайний ранній дуб.

Характерно, що всі вічнозелені породи наших широт, за винятком сосни приморської, чутливі до підвищеної концентрації солі в ґрунті. Складні адаптації пройшли рослини солончаків, внутрішній осмотичний тиск яких інколи перевищує 100 атм, що дає їм змогу висмоктувати вологу з високоосмотичних ґрунтів, які вміщують велику кількість натрієвої солі, соди та гіпсу (курай, кипариси, алое, типчак). Виділяють також фауну комах – галофітів, приурочену до солончаків і морського узбережжя.

Ґрунтове повітря відрізняється динамічністю, особливо динамічними, як бачимо з попередніх прикладів, є O_2 , і CO_2 . Їх вміст в ґрунті, а також швидкість газообміну між ґрунтом і атмосферою сильно коливаються залежно від інтенсивності споживання кисню рослинами і продукування вуглекислого газу ґрунтовими мікроорганізмами. В ґрунтовому повітрі може міститись CO , в десятки і сотні разів більше, ніж в атмосферному повітрі, а концентрація кисню може знижуватись з 20,9 до 15–10% і нижче. Виділення CO_2 з ґрунту в приземний шар атмосфери прийнято називати диханням ґрунту. CO_2 , який надходить з ґрунту, споживається рослинами в процесі фотосинтезу.

В ґрунтовому повітрі в невеликих кількостях постійно присутні леткі органічні сполуки (етилен, метан та ін.), концентрація яких збільшується з погіршенням аерації. Відомо, що підвищення концентрації етилену в повітрі понад 0,01% є токсичним для коріння. В ґрунтовому повітрі заболочених і болотних ґрунтів у помітних кількостях трапляється аміак, водень, метан.

Вода

Якщо для водних організмів вода є середовищем їх життя, то для наземних рослин і тварин – надзвичайно необхідною умовою існування, оскільки без неї неможливі процеси метаболізму.

Кількість води залежить не тільки від наявності водойм (океанів, морів, річок, озер, струмків тощо), а й визначається кількістю опадів і вологістю повітря, що можуть варіювати протягом доби і року.

Вода є середовищем для існування водяних рослин і тварин; становить основу організму; визначає тургор; забезпечує охолодження (випаровування або транспірацію); встановлює іонний баланс; визначає газообмін і засвоєння вуглекислого газу; є джерелом водню для світлової фази фотосинтезу (витрачається 0,2% води, решта іде на випаровування); забезпечує транспорт поживних речовин і всмоктування їх із ґрунту; виводить продукти метаболізму; визначає стан і стійкість за екстремальних умов.

Нестача води є інгібітором росту у рослин в пустелі. Вміст вологи в ґрунті забезпечує надходження поживних речовин з ґрунтового розчину і ґрунтового вбирного комплексу до коренів рослин.

Вода як екологічний фактор одночасно належить до групи кліматичних та едафічних факторів, бо багато організмів (особливо рослини) одночасно використовують вологу з атмосфери і ґрунту.

За відношенням до водного режиму всі організми поділяють на:

- *пойкілогідричні*, у яких немає вакуолю і вмість води змінюється відповідно до зовнішнього середовища (водорості, лишайники);
- *гомойогідричні* мають вакуолі і підтримують сталий вміст води (судинні рослини і тварини).

Тіла живих організмів, рослин і тварин містять багато води. Наприклад, у рослин цей показник коливається в межах 40–98% а у стовбурах дерев – 50–55%, в листях – 79–82%, в листях трав – 83–86%, в плодах томатів і огірків – 94–95%, у водоростях – 96–98%. Вміст води в тілі тварин змінюється не лише залежно від виду, але і від віку (миша новонароджена – 83%, доросла – 79%; жаба пугловок – 93%, доросла – 77–80%). Втрата тілом тварин і рослин вологи

(дегідратація) призводить до падіння життєдіяльності, а згодом – і до загибелі. Витривалість до зневоднення тканин залежить від екології виду, його пристосованості до тих чи інших умов місцезростання. В зв'язку з цим усі наземні організми поділяють на три групи:

- 1) гігрофільні (вологолюбні);
- 2) мезогігрофільні (помірно вологолюбні);
- 3) ксерофільні (сухолюбні).

Рослини і тварини повинні постійно підтримувати баланс між споживанням води організмом і випаровуванням, з одного боку, і наявністю вологи в оточуючому середовищі і її фактичним надходженням до організму – з іншого. Ця екологічна рівновага залежить від адаптивності виду і характеру місцезростання. Водні організми, як правило, забезпечені водою, тоді як наземні часто відчувають її нестачу. Тому наземні організми виробили такі адаптивні механізми, які мають добру пластичність щодо вологозабезпечення, значно ширшу, ніж стосовно температури.

Витрати води на продукування продукції є значними: в помірній зоні, наприклад, на продукування 1 г фітомаси (у повітряно–сухому вигляді) витрачається 250–400 г води. Багато води рослини використовують для забезпечення нормального водообміну, оскільки одночасно з притоком води відбувається її витрата, причому у різних екологічних груп по–своєму. Наприклад, гігрофіти (лісові піднаметові рослини, болотяні та водяні рослини) мають спеціальні пристосування, які дають їм змогу забезпечуватися вологою чи звільнятися від зайвої. Вони мають продихи не лише на нижній, але й на верхній частині листової пластинки, яка має досить слабкий зовнішній покрив. Натомість ксерофіти пристосувалися до сухих місцезростань: мають соковиті м'ясисті тіла. Найбільша втрата води відбувається при суховіях або ж у сухі спекотні дні.

Наслідок – зів'яле листя, стебла. Нічна більш інтенсивна робота коріння може допомогти клітинам відновити тургор, і рослини відновлять свій попередній стан. Якщо ж цього не станеться, рослини загинуть.

Посуха може бути атмосферною і ґрунтовою. Спекотні вітри висушують і рослину, і ґрунт. Під час ґрунтової посухи у ґрунті різко зменшується вміст води, доступної для рослини, яка може настати або внаслідок сильної атмосферної засухи, або ж через тривалу відсутність дощу. Водний дефіцит, який настає під час посухи, порушує всі біохімічні і фізіологічні процеси у рослин. Перша ознака – послаблення тургору і пов'язана з ним в'ялість тканин, внаслідок чого порушуються процесії фотосинтезу і нагромадження органічної речовини. Припинення транспірації через продихи і перехід до кутикулярної транспірації призводять до пересушення листової пластинки, некрозів і відмирання, що часто спостерігається у вуличних дерев великих міст.

Як відомо, всмоктувальна сила клітин коріння являє собою різницю між осмотичним тиском і тургорним. Як правило, осмотичний тиск клітин коріння вищий за осмотичний тиск ґрунтового розчину, а тому коріння всмоктує воду. Особливо високий він у рослин, що ростуть на засолених ґрунтах. У тундрі він вищий, ніж у теплих районах лісостепу, тобто залежить від природно-кліматичних умов. У суху погоду він вищий, ніж у дощову. Чим ширша амплітуда коливання величини всмоктувальної сили, тим краще рослина витримує зміни коливання вологості ґрунту.

Існує чимало класифікацій залежності рослин, зокрема деревних, від ґрунтової вологості. Відома шкала вологолюбності дерев російського лісівника М.К.Турського, який поставив їх в ряд, починаючи з найвимогливіших: вільха чорна, ясен, клен, бук, граб, в'яз, липа, осика, смерека, ялиця, модрина, береза, сосна.

Детальну диференціацію в своїй шкалі вологолюбності деревних і чагарникових порід зробив український лісівник–еколог П.С.Погребняк, який згрупував рослини за ступенем зростання вологолюбності так:

Ультраксерофіти (крайні сухолюбні) – ростуть в посушливих районах: саксаул, ялівець, фісташка, дуб пухнастий, дуб корковий, грабинник.

Ксерофіти (сухолюбні) – пристосовані до значних втрат вологості, ростуть в умовах недостатнього зволоження: сосна кримська, сосна звичайна, сосна

Банкса, айлант, лох, обліпіха, скумпія, абрикос, в'яз дрібнолистий, верба–шелюга.

Мезоксерофіти – перехідна група від сухолюбів до порід середньої вимогливості до вологи: дуб звичайний, дуб сидячецвітій, берека, груша звичайна, чорноклен, клен польовий, клен гостролистий, берест, гледичія, черешня, яблуня.

Мезофіти – середні за вимогливістю до зволоження і посухостійкості: липа, граб, ясен, горіх, модрина, бук, каштан їстівний, каштан кінський, береза повисла, осика, сосна кедрова, сосна Веймутова, ялиця, дугласія, ільм, бархат амурський, ліщина, бузина.

Мезогігрофіти – породи, які потребують достатнього зволоження: в'яз, черемха, осокір, верба козяча, верба срібляста, верба ламка, береза пухнаста, крушина ламка, птерокарія, вільха сіра, айва.

Гігрофіти (вологолюби) – дуже чутливі до посухи, ростуть лише в умовах надмірного зволоження, витримуючи нестачу кисню в ґрунті: болотний екотип ясена, верба сіра, верба вухаста, верба лапландська, кипарис болотний, береза чагарникова, вільха чорна.

Кліматичні умови, зумовлені переважно температурою і вологістю, забезпечують існування видів, пристосованих до них. Так, у тундрі, де літо дуже коротке рослини швидко ростуть, квітнуть, дають потомство і відмирають до наступного літа. В тропічних сприятливих умовах надзвичайно багатий рослинний і тваринний світ тут ростуть вічнозелені рослини.

Орографічні умови (рельєф). Навіть на різних схилах гори – південному і північному – різні умови, рослинність, угруповання тварин.

Тема 9

ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ

1. Гомотипові і гетеротипові реакції.
2. Гомотипові реакції: груповий ефект, масовий ефект, внутривидова конкуренція.
3. Гетеротипові реакції: нейтралізм, конкуренція, мутуалізм, співпраця, коменсалізм, аменсалізм, хижацтво і паразитизм. Закон максимізації енергії.
4. Антропогенні фактори.

1. Гомотипові і гетеротипові реакції

Біотичні фактори – це фактори, які відбивають явище *коакцій* (Клементс, Шелфорд, 1939), тобто взаємодію між різними організмами, що населяють відповідне середовище. Р.Дажо розрізняє два типи коакцій:

- а) *гомотипові реакції*, тобто взаємодія між організмами одного виду (особини бука взаємодіють між собою);
- б) *гетеротипові реакції*, де взаємодіють особини різних видів (бук і граб в грабово–буковому лісі).

Вважають, що взаємодія між організмами існує лише тоді, коли особини в той чи інший спосіб впливають одне на одного. Як правило, ця взаємодія пов'язана з тим, що один організм споживає ресурс, який міг би використати інший організм. Отже, одна жива істота залишає іншу без частини ресурсу, що призводить до сповільнення росту останньої, зменшення її потомства і зростання шансу загинути. Залишати одне одного без потенційного ресурсу можуть особини як одного, так і різних видів. Така "несправедливість" зумовлена боротьбою за існування, яку надзвичайно яскраво зобразив у своїй поемі "Храм природи" Еразм Дарвін – дід Ч. Дарвіна (за Федоровим, Гільмановим, 1980):

У "Походженні видів" Ч.Дарвін навів чимало прикладів цієї "несправедливості", що й дало змогу вченому створити теорію природного добору. Ці приклади розкривають суть стосунків між "експлуатуючими" і "експлуатованими" видами. Після Ч. Дарвіна вивчення стосунків типу "жертва–

експлуататор" розвивалося у трьох напрямках: 1) повнішого описання сукупності кормових зв'язків між популяціями в біоценозі, що творять трофічні мережі; 2) одержання якісних оцінок безпосередньої участі "експлуатуючих" і "експлуатованих" видів у трансформації первинної біологічної продукції, створеної автотрофними організмами; 3) з'ясування "регуляторної" ролі "експлуататорського" виду.

2. Гомотипові реакції

До гомотипових реакцій належать реакції типу: а) групового ефекту; б) масового ефекту; в) внутривидової конкуренції.

Груповий ефект. Цей тип коакцій означає зміни, пов'язані з об'єднанням тварин одного виду по дві чи більше особин. Існування групового ефекту поширене серед комах і хребетних. Одним з його важливих наслідків є значне прискорення росту угруповання.

Як зазначає Р.Дажо, груповий ефект проявляється в багатьох видів, які можуть нормально розмножуватись і виживати лише в умовах існування в межах крупної популяції. Автор наводить приклад популяції бакланів, які є головними виробниками гуано (пташиного посліду) в Перу. Цей вид може існувати, якщо в його колоніях налічується не менше 10 000 особин і на 1 м² площі припадає 3 гнізда. Даний принцип мінімального розміру популяції пояснює, чому неможливо врятувати види, які стали надзвичайно рідкісними і заносяться до Червоної книги. Така доля, наприклад, у білого журавля з Північної Америки, якого налічується, незважаючи на різні охоронні заходи, всього 30–40 особин. Стадо північних оленів повинно мати не менше 300–400 голів, а африканських слонів хоча б 25 особин. Групове співжиття полегшує звірам пошук їжі та боротьбу з ворогами. Наприклад, вовки сильні своєю зграєю. Койоти зграєю можуть суперничати навіть з левами.

Екологи в останні роки стали більше приділяти уваги вивченню групових стосунків, які дають змогу з'ясувати, наприклад, проблему швидкості росту популяції.

Масовий ефект. Це поняття складних коакційних зв'язків означає ефект зумовлений перенаселенням середовища. Його добре ілюструє приклад

розмноження популяції борошняного хрущака. Одна самка цього виду відкладає максимальну кількість яєць, вище якої (оптимум) плодовитість її зменшується. Отже, до оптимуму ми маємо справу з груповим ефектом, вище нього – масовий ефект. Це пояснюється тим, що внаслідок перенаселення нагромаджується велика кількість екскрементів, які є токсичними і зменшують плодовитість самки хрущака.

Пуголовки жаб, коли їх надто багато, виділяють у воду речовину, яка не впливає на дорослих жаб, але отруйна для молоді, що сприяє регулюванню чисельності.

Внутривидова конкуренція. Територіальна конкуренція часто виявляється в територіальній поведінці, коли тварини захищають місце свого проживання і певну прилеглу територію. Наприклад, самець пильно стежить, щоб на територію, яка є місцем впливу сім'ї, що чекає пташенят, не залітали інші птахи свого ж виду, оскільки ця територія – місце збору їжі (комах і їх личинок чи насіння рослин).

Конкуренція між особинами виду загострюється в міру ущільнення популяції. В рослин це призводить навіть до змін морфологічного характеру: потоншення стебла в трав'янистих і стовбура в деревних рослин. В останніх змінюється габітус крони, бокові гілки очищаються, формується незначна за об'ємом крона. Це є наслідком внутривидової конкуренції, яка стосується головним чином боротьби за світло і воду. Віглив пригнічення одних рослин іншими добре ілюструє відома класифікація Крафта, в основу якої покладено характер крони.

3. Гетеротипові реакції

Вплив особин одного виду на особини іншого виду може бути нульовим, сприятливим або ж несприятливим ("0", "+", "-"). Вивчення цих біотичних стосунків дало можливість виділити декілька характерних комбінацій: нейтралізм, конкуренція, мутуалізм, співпраця, коменсалізм, аменсалізм, паразитизм і хижацтво.

Нейтралізм – це нульовий варіант стосунків, коли обидва види незалежні і не впливають один на одного (у лісі білка і лось).

Конкуренція – це негативний вплив одного виду на інший. Обидва види називають конкуруючими (за живлення, місця відкладання яєць, укриття). "Конкуренція" в широкому розумінні – це взаємодія, яка зводиться до того, що один організм споживає ресурс, який міг би бути доступним для іншого організму.

Розрізняють дві основні форми конкуренції – пряму і побічну. Пряма конкуренція, або інтерференція, здійснюється шляхом прямого впливу однієї особини на іншу, наприклад, шляхом агресивних зіткнень між тваринами або виділення токсинів (алелопатія) рослинами та мікроорганізмами. Побічна конкуренція не передбачає безпосередньої взаємодії між особинами. Вона відбувається опосередковано – шляхом споживання різними тваринами одного й того самого ресурсу, який обов'язково має бути обмеженим. Тому таку конкуренцію зазвичай називають експлуатаційною.

Мутуалізм (симбіоз) – це можливість життя кожного з видів лише в присутності іншого. Вони живуть в симбіозі (наприклад, рослини азотобактери: одне дерево вільхи завдяки бактеріям–симбіонтам фіксує 0,25–0,5 кг азоту на рік). Лишайники – симбіоз водоростей і грибів, рибки–санітари, мурашки і акація («бичачий ріг»).

Співпраця – це утворення двома видами угруповання. Однак цей термін стосується свідомої дії, тому краще використовувати термін "протокооперація", або "первинна кооперація". Грабово–букова асоціація – зразок протокооперації: граб, поліпшуючи якість ґрунту, є своєрідним "підгоном" бука. В тваринному світі зразок протокооперації – це спільне життя крячків і чапель, що дає їм можливість краще захищатись від хижаків. (Запилення рослин комахами, оса–бластофага та інжир).

Коменсалізм – взаємозв'язок, при якому один вид угруповання – коменсал – одержує користь від співжиття з іншим видом, а останній їй не має. Коакція між організмами–коменсалами характеризується терпимістю. Однією з форм коменсалізму є форезія: організм більших розмірів носить менший (кліщі на тілі жуків–пуюовиків). Коменсалами називають тих тварин, які поселяються в помешканнях інших видів, а ті, в свою чергу, миряться з їх присутністю. Наприклад, в норі альпійського бабака виявлено 110 видів жуків.

Аменсалізм – тип коакцій, коли один вид, який називають аменсалом, відчуває на собі пригнічення росту і розмноження, а інший, який називають інгібітором, таких незручностей не відчуває. Це явище, яке полягає в гальмуванні росту одного виду (аменсала) продуктами виділення іншого, відоме лише у рослин і називається *алелопатією* (від грецьк. аллелон – взаємно, патос – страждати). Це, по суті, відповідає поняттю прямої конкуренції, антагонізму чи антибіозу. Завдяки виділенню корінням токсичних речовин, нечуй-вітер, наприклад, витісняє інші однорічні рослини і утворює зарості па досить великих площах.

Аменсалізм поширений у водних рослин. "Почервоніння" морської води є наслідком виділення водоростями речовини, яка зумовлює загибель всієї фауни на значній території.

Хижацтво і паразитизм. Різниця між хижаком і паразитом полягає в тому, що перший живе вільно і живиться іншими тваринними організмами або рослинним кормом, а другий не веде вільного життя. Хоча б на одній стадії свого розвитку паразит пов'язаний з поверхнею (ектопаразит) або з внутрішніми органами (ендопаразит) іншого організму, який є його господарем. У реальних природних умовах різниця між хижаком і паразитом не завжди чітко виражена, оскільки існують перехідні форми, які важко віднести до однієї чи іншої категорії." Наприклад, серед комах є характерні паразитоїдні види, які спочатку поводять себе як паразити, що щадять до певного часу життєво важливі органи господаря, а під кінець свого розвитку з'їдають його. Хижак і паразит можуть існувати за рахунок одного або декількох видів, а тому серед них розрізняють такі види:

1. *Поліфагії* – види, які споживають велику кількість найрізноманітніших інших видів. До цієї групи належить багато хижих ссавців і комах. Комахи-фітофаги живляться різними рослинами, для деяких з них цей раціон сягає 200 (гусениця стеблового метелика).

2. *Олігофаги* – види, які живуть за рахунок окремих часто близьких видів. Типовим олігофагом є колорадський жук, який селиться лише на пасльонових. Солітер паразитує в людині, свині, різних гризунах.

3. *Монофаги* – види, які живуть за рахунок лише одного господаря.

Монофагія характерна для більшості паразитуючих комах (яблунева плодожерка, грушевий цвітоїд). Американський шуліка–слизнеїд живиться лише певними видами слимака.

Вирішальне значення в природі має міжвидова конкуренція, оскільки вона більшою мірою, ніж інші гетеротипічні реакції, визначає роль видів в екосистемах. Міжвидова конкуренція – це така взаємодія, коли два види суперничають через одні й ті самі джерела існування – поживу, життєвий простір тощо. Причому вона виникає в тих випадках, якщо використання джерела ресурсів одним видом призводить до обмеженого використання його іншим.

Внутрішньовидова конкуренція сильніша від міжвидової, однак правило конкуренції поширюється на останню. Конкуренція між двома видами тим сильніша, чим ближчі їхні потреби. Два види з цілком однаковими потребами не можуть існувати разом: один з них через деякий час обов'язково буде витіснений (принцип конкурентного витіснення, або принцип Гаузе). Узагальненням конкурентної боротьби в екосистемах є *закон максимізації енергії*, сформульований Г. і Ю. Одумами та доповнений М. Реймерсом: *у конкуренції з іншими системами зберігається та з них, яка найбільше сприяє надходженню енергії та інформації і використовує максимальну їх кількість найефективніше.*

4. Антропогенні фактори

Різноманітність форм людської діяльності, які змінюють біотичні й абіотичні елементи природи, багато вчених об'єднують під загальною назвою антропогенні впливи, або антропогенні фактори.

Український еколог О.О. Лаптев, зокрема, розглядає антропогенні фактори як породжені соціальним обміном речовин і енергії тіла, речовини, процеси і явища, які впливають на природу одночасно з природними факторами. Більшість ботаніків – В.М. Сукачов, Є.М. Лавренко, С.Є. Коровін, П.Д. Ярошенко, Б.М. Міркін, Г. Сукопп (Sukopp, 1969), – вважають, що вплив людини на рослинність – це ті ж зовнішні причини, які можна розцінювати як суму своєрідних екологічних факторів. До антропогенних факторів належать усі

види створюваних технікою і безпосередньо людиною впливів, які пригнічують природу: забруднення (внесення в середовище нехарактерних для нього нових фізичних, хімічних чи біологічних агентів або перевищення наявного природного рівня цих агентів); технічні перетворення й руйнування природних систем ландшафтів (у процесі добування природних ресурсів, будівництва тощо); вичерпання природних ресурсів (корисні копалини, вода, повітря та ін.); глобальні кліматичні впливи (зміна клімату в зв'язку з діяльністю людини); естетичні впливи (зміна природних форм, несприятливих для візуального та іншого сприймання).

Взагалі антропогенні фактори – це впливи людини на екосистему, що зумовлюють у її компонентів (абіотичних і біотичних) суттєві відгуки (реакції). Вони можуть бути фізичними, хімічними, кліматичними, біотичними, а за характером зв'язків – вітальними і сигнальними, за часом дії – постійними і періодичними, ледве помітними і катастрофічними. Будучи за характером впливу екзогенними, вони діють на ендегенні фактори і завдяки їм "зсередини" – на екосистему або на її компоненти.

Вплив людини на природу може бути як свідомим, так і стихійним, випадковим. Користуючись знанням законів розвитку природи, людина свідомо виводить нові високопродуктивні сорти рослин і породи тварин, усуває шкідливі види, творить нові біоценози. Проте нерідко вплив людини на природу має небажаний характер. Це, наприклад, непродумане розселення рослин і тварин у нові райони, хижацьке винищення окремих видів, а також розорювання перелогових земель, внаслідок чого зникають стійкі високоорганізовані біоценози, зменшується видовий склад рослин і тварин.

До випадкових належать впливи, які є наслідком діяльності людини, але не були наперед передбачені або заплановані.

Антропогенні едафічні і кліматичні фактори витісняють природну рослинність, збіднюють тваринний світ, обмежують діяльність мікроорганізмів–деструкторів. Тому екосистеми великих міст та індустріальних центрів є енергетично субсидовані, їх діяльність часто повністю залежить від втручання людини (газони, квітники, сади, сквери, захисні смуги, агрокультури).

Основними урбогенними негативними факторами є теплові, хімічні, радіаційні, електромагнітні, світлові, звукові, вібраційні тощо. Часто в містах вони діють одночасно, особливо це стосується транспортних магістралей із високою інтенсивністю руху. Однак не лише у великих містах діє цей комплекс антропогенних факторів. Якщо звернути увагу на лісові Карпати, то побачимо, що і в цьому віддаленому регіоні транспортні, електро– і нафтогазові магістралі, потужні трактори й автомобілі на трелюванні лісу і лісовивезенні завдають непоправної шкоди лісовим екосистемам. Зникають окремі види рослин і тварин, руйнується ґрунт, порушується екологічна рівновага.

Однак не можна всю антропогенну діяльність вважати негативною: впливи, які оптимізують екосистеми, є позитивними. Інтродукція, фіто–меліорація, біологічні методи боротьби зі шкідниками рослин і тварин – це позитивна антропогенна діяльність, яка в умовах ноосферного управління повинна переважати. Згідно з висловом відомого російського еколога С.С.Шварца, прогноз розвитку науки на найближчі десятиліття включає в себе суттєві зміни структури біоценозів Землі, створення здатних до самовідновлення і саморегулювання специфічних біогеоценозів. Учений відзначає антропогенні ландшафти, які будуть вирізнятися підвищеною стабільністю і підвищеною здатністю до біологічного очищення. Загальний баланс біосфери має підтримуватися на рівні, що забезпечуватиме оптимальний розвиток людського суспільства.

Тема 10

ПОПУЛЯЦІЇ (4 год)

1. Поняття про популяцію.
2. Особливості популяцій рослин і тварин.
3. Статичні показники популяції: просторова структура популяцій. Закон оптимальності.

1. Поняття популяції

У самих загальних рисах під **популяцією** розуміють реально існуючу в природі групу організмів одного біологічного виду, що займає певну територію та відрізняється наявністю серед цих організмів функціональних зв'язків та спільності структур. Як і більшість понять екології, термін «**популяція**» неоднозначний. Спеціалісти різного профілю, виділяючи популяції у природі, користуються різними критеріями.

У генетиці популяції розглядають як структурні одиниці, що утворюють таксономічний вид. Обов'язковою умовою виділення окремої популяції в цьому випадку є наявність вільного обміну генами серед усіма особинами даної популяції, що забезпечує спільність генофонду. Такі популяції називають **менделівськими**. Вони невеликі за розмірами. Річ у тім, що у рослин при вітрозапиленні та при запиленні комахами пилок розноситься, як правило, на невеликі віддалі. У вітрозапильних чагарників та дерев вона не перевищує 100 – 150 м. В ентомофільних рослин комахи можуть розносити пилок на віддалі, не більші за 1 – 3 км, але звичайно взяток береться в радіусі всього декількох сот метрів. Невеликі шлюбні території й у тварин.

У менделівських популяціях особини теоретично повинні бути повністю ідентичні. Але звичайно це не спостерігається. Така ідентичність має місце лише тоді, коли живі організми розмножуються нестатевим шляхом або автогамно. Так формуються популяції кореневищної рослини пирію, гермафродитних тварин типу паразитичного ціп'яка або партеногенетичних скельних ящірок.

У ботаніці критеріями виділення популяції служить її розміщення в межах певного біоценозу. Такі популяції називають **ценотичними**. Розміри

ценопопуляцій можуть бути різними. У невеликих ценозах вони невеликі, а в монотонно–однорідних типу тайгового лісу можуть охоплювати території у сотні та тисячі гектарів і складатися з багатьох мільйонів особин.

В екології та зоології популяції частіше виділяють за ознаками їхнього розподілу на певній території та достатній відмежованості від популяцій того ж виду. У цьому випадку популяцію називають **локальною**.

Механізми ізоляції окремих популяцій бувають двох типів: а) територіальні та б) репродуктивні. У першому випадку межами між популяціями виступають певні бар'єри: гірський хребет, річка і т.п. У другому випадку ізоляцією є неможливість схрещування між особинами різних популяцій. Наприклад, особини конюшини гірської на південному та на північному схилах одного й того ж пагорба можуть належати до різних популяцій, оскільки на північному схилі цвітіння починається тоді, коли цвітіння на південному схилі вже пройшло. Популяція – це реальна біологічна одиниця, у формі якої існують види рослин, мікроорганізмів та тварин. Кожна популяція може бути охарактеризована певними ознаками – популяційними параметрами. Основні з них такі: а) **чисельність** – загальна кількість особин, що входять до складу даної популяції, б) **щільність** – кількість особин, що припадає на одиницю території або одиницю об'єму простору, що займає популяція, в) **запас біомаси популяції** в цілому та в розрахунку на одиницю площі чи об'єму, г) **народжуваність** – число нових особин, що з'являються в популяції при народженні, д) **смертність** – кількість особин, що відмирають у певний проміжок часу, є) **ріст популяції** – співвідношення народжуваності та смертності, що призводить до збільшення або зменшення чисельності особин у популяції. Важливим атрибутом будь-якої популяції є також її просторова структура, яка проявляється в особливостях розміщення особин на площі популяційного поля. Розуміння законів життя популяцій досить важливе для екології. Популяції – це саморегульовальні біосистеми з певними межами саморегуляції та стійкості. Всі живі організми в природі існують лише у формі популяцій. Популяційна екологія має широке прикладне значення.

2. Особливості популяцій рослин та тварин

Популяційна екологія рослин та тварин розвивалася практично паралельно, що в цілому сприяло прогресу в цій галузі знання, але затінило більшість важливих особливостей цих двох царств живих організмів.

Між рослинами та тваринами існує чимало глибоких відмінностей. Проявляються вони на рівні окремих особин, та на популяційному рівні. Найбільш важливі в галузі екології особливості рослин, що виходять з їхнього нерухомого способу життя та відсутності у багатьох видів рослин чітких меж серед окремих особин. У тварин, завдяки рухомості, існує можливість вибору місць для помешкання та розмноження. Це може знімати стреси, що викликані несприятливою дією екологічних факторів, дефіцитом ресурсів або локальним переселенням, шляхом міграції. Рослини таких можливостей не мають. Вони реагують на стресові фактори іншим чином – пластичністю розмірів та форм. Це забезпечує сам принцип організації їх тіла з модулів, тобто пагонів.

Для забезпечення генеративного розмноження рослин потрібні посередники, які забезпечують транспорт як гамет до місць запилення, так і насіння до місць їхнього майбутнього проростання. У тварин розмноження є процесом індивідуальним і на цей період материнські особини, навпроти, максимально ізолюються, скорочують свою екологічну нішу. Тут, особливо на найвищих ланках еволюції, діє широкий набір форм турботи про потомство.

Зовсім інакше складається у тварин та рослин внутрішньо–популяційна ієрархія. Асиметрія стосунків (коли дві сусідні особини впливають одна на одну по–різному), що зумовлена різною різноманітністю особин рослинного царства.

Так, і саме поняття особин у рослин та тварин не збігається. Особина в царстві тварин (за винятком лише небагатьох форм, наприклад, коралів) – це завжди генет, тобто безпосередній продукт злиття гамет. У рослин це не завжди так. У тварин генет завдяки дезінтеграції та автономізації дає самостійні організми – рамети.

3. Статичні показники популяції: просторова структура популяцій.

Закон оптимальності

Статичні показники популяції характеризують стан популяції на даний момент життя. До статичних показників популяції відносять розмір популяції, або її чисельність, щільність і пов'язану з нею просторову структуру, генетичну, статеву, вікову і розмірну структури.

Кожна популяція розміщується в тому чи іншому просторі. У рослин у зв'язку з прикріпленням способом життя він легко й наочно визначається та називається **популяційним полем**. У тварин також завжди існує територія, що використовується особинами популяції, вони її контролюють, оберігають від вторгнення інших особин цього або навіть й інших видів тварин. Територіальність слабкіше виражена у травоядних тварин, завдяки більшій доступності кормів, та більш сильно – у хижих видів зі спеціалізованим харчуванням. Характерно, що тварини ніколи не охороняють корм (за винятком хижаків на момент споживання жертви), охороняється територія, на якій може потенційно бути добутий потрібний тип корму.

Кожне популяційне поле рослин та кожна територія проживання тварин мають свою **екологічну ціну**. Вона визначається наявністю ресурсів та умов, необхідних для життя, та відсутністю факторів, несприятливих для живих організмів. Чим більший розмір контрольованої території, тим більша потенційна кількість там кормів. Але із збільшенням розміру території ростуть витрати часу та енергії на її обхід та захист, Тому у тварин розмір території, на якій вони живуть, визначається як компроміс між цими двома тенденціями. Очевидно, що з погляду економії енергії ідеальним варіантом є вузько локальна територія, якби вона забезпечувала організм усім необхідним. У такому випадку немає ніяких витрат на її обхід та пошуки корму. Цього ідеалу в певній мірі досягли автотрофні рослини, які контролюють лише той розмір простору, в якому вони розміщені. Реально у тварин розміри контрольованої території відповідні до їхніх розмірів тіла. Чим більші особини тварини, тим більші

території вони контролюють. Це природно. Добова потреба в м'ясі у вовка дорівнює в середньому 1 кг, а у комахоїдних синиць – лише кільком грамам.

Ємність середовища у значній мірі й визначає розмір популяції, і в багатьох випадках вона більш важлива, ніж просто розмір доступного для популяції фізичного простору.

Закон оптимальності: *будь-яка система з найбільшою ефективністю функціонує в певних характерних для неї просторово-часових межах.*

Організація територій помешкання живих організмів завжди спрямована на пом'якшення внутрішньовидової конкуренції. Вона сильно виражена у рослин, які мають схожі джерела живлення: сонячну енергію, вуглекислий газ, воду, мінеральні солі. У тварин корми більш різноманітні, і в межах біологічного виду вироблені суто біологічні механізми пом'якшення внутрішньовидової конкуренції. Так, у ряду видів птахів дзьоб самців та самиць має різну довжину, і це дозволяє їм використовувати різні джерела їжі. Молодь та дорослі досить часто харчуються різними кормами. Наприклад, зерноїдні птахи вигодовують своїх пташенят комахами. Однак внутрішньовидова конкуренція залишається реальною дійсністю, і тому просторова структура популяції відіграє досить важливу роль.

Розміри території, що займає окрема популяція, можуть бути досить різними. Але тут прослідковуються і загальні екологічні закономірності. У рослиноїдних тварин корми більш доступні і кормова територія менша, хижакам для забезпечення себе їжею доводиться освоювати набагато більший простір. До речі, з цієї причини загроза антропогенного вимирання хижаків більша (специфічні корми та необхідність великих територій для полювання}. Велика кількість заповідників та резерватів організовуються без урахування цієї обставини і тому не досягають своєї мети в охороні всього комплексу тваринного населення.

Особини рослин створюють в межах популяційного поля той чи інший малюнок свого розміщення, Він визначається рядом факторів. На розміщення рослин впливає *спосіб розмноження* та розповсюдження зачатків. У випадку

переважання вегетативного розмноження дочірні особини розміщуються купчасто навколо материнських. Існує і контроль розміщення з боку *середовища*, який полягає в тому, що проросток утворює дорослу особину там, де існують для цього сприятливі умови. Деякі рослини безсумнівно тяжіють до певних мікро ділянок, на яких є умови для проростання насіння. Контролює розподіл рослин і *біоценотичне середовище* – взаємовідносини популяцій різних видів рослин та тварин. Купчасте проростання сибірського кедру, наприклад, пов'язане з тим, що горіхівка заготовує насіння цієї рослини на зиму окремими купками, про більшість з них птахи забувають.

Розподіл живих організмів у популяційному полі зводиться до трьох основних типів: **рівномірний**, **випадковий** та **контагіозний**. Рівномірний розподіл спостерігається відносно рідко, але його можна побачити в штучних біоценозах типу посіву культурних рослин. Рівномірно розподіляються в біотопі більшість комахоїдних птахів, коли в період кожна пара охороняє приблизно однакові гніздові ділянки. Не так часто трапляється зовсім **випадкове** розміщення особин у популяційному полі. Воно виникає тоді, коли популяція розподіляється на території, яка забезпечує всі особини ресурсами. Такий тип заселення властивий, наприклад, личинкам волохокрильців на дні водойм або мучнистих хрущаків у борошні. Рослинам найбільш властиве контагіозне розміщення, що є результатом вегетативного розмноження та опадання важкого насіння в безпосередній близькості від материнського організму, а також групування особин у місцевостях, що найбільш сприятливі проростанню насіння та розвитку проростків. Виникненню контагіозного розміщення сприяє мозаїчність помешкання, що призводить до концентрації тварин в місцях, найбільш сприятливих для них.

Територіальні взаємовідносини вищих тварин часто впорядковані за рахунок їхніх активних дій. Цьому сприяє система безумовних поведінкових рефлексів. Вони спрямовані на створення візерунку рівномірного розміщення

особин на території, що пом'якшує конкуренцію, або, в інших випадках, на створення щільних поселень, де особини можуть надавати одна одній допомогу в здобуванні їжі та захисті від ворогів.

Територія помешкання тварин підрозділяється на певні ранги. Існує власне територія помешкання, яка регулярно відвідується особинами. В її межах виділяються території, де здобувається корм (кормова територія), та індивідуальна ділянка, на якій тварина влаштовує гніздо або схованку та проводить багато часу (гніздова територія). Ряд видів, наприклад тетеруки, мають ще й шлюбну територію, де влаштовуються шлюбні ігри та на короткий час утворюються батьківські пари.

Тип заселення території залежить від виду тварин. В одних випадках територія, що займається популяцією, більш або менш рівномірно розподіляється серед сімейних пар. В інших – особини утворюють групи того чи іншого розміру – стадо, зграя, прайди і т.п. Окремим біологічним видам тварин властивий осілий спосіб життя, для інших – кочовий. З урахуванням цього основними формами організації популяції тварин є такі:

1. Поодинокий спосіб життя, коли окремі особини існують практично незалежно одна від одної, лише на короткий період формуються репродуктивні пари.

2. Сімейний спосіб життя властивий тваринам, у яких партнери, що беруть участь у розмноженні, утворюють пари на тривалий період. Вони утворюються не лише на період спарювання, але и зберігаються під час виведення, вигодовування та виховування молоді. У птахів відомі види, які схильні до збереження сімейних пар на все життя. При сімейному способі життя тварини, як правило, намагаються контролювати територію свого помешкання.

3. Зграйний спосіб життя полягає в об'єднанні тварин в групи чисельністю в декілька десятків або сотень особин. Зграї, як правило, існують цілорічно – на період розмноження особин можуть розбиватися на сімейні пари. У перелітних птахів зграї формуються на період міграцій. Зграї мають великі переваги в здобуванні їжі (вовки) або захист від ворогів (копитні). Структура

зграй може бути різною: іноді в них всі тварини рівноправні (риби), але частіше в зграї є лідер та складна ієрархія підпорядкування особин. ієрархічна організація дає великі переваги, оскільки забезпечує спокійне існування тварин без зайвих витрат енергії. Ранг у зграї визначається звичайно тільки один раз. Після його встановлення сутички між тваринами припиняються, інформація про ранг повідомляється партнерам у зграї особливими сигналами або особливим типом поведінки. Ієрархія забезпечує відповідальність поведінки тварин зграї та збільшує виживання всіх особин.

4. Стадо. Як найбільш стійку форму існування груп особин виділяють стадо. У стаді здійснюються всі функції популяції: пошук корму, розмноження, охорона та вирощування молоді. Розміри стада залежать від наявності корму. Для стада особливо характерна ієрархічна структура та наявність лідера. Лідер – це тварина, яка найбільш пристосована до даних умов існування, здатна до швидкого вироблення умовних рефлексів. У стаді зубрів лідером є найбільш сильний та досвідчений самець, а в стаді північних оленів лідирує група найбільш досвідчених самок.

5. Колонії представляють собою групові поселення тварин різного віку та статі. Такі колонії можуть бути постійними або виникати на період розмноження. Колоніальний спосіб життя полегшує захист від ворогів. Особливо характерні поселення ряду видів птахів та гризунів. Складну організацію мають колонії таких комах, як мурахи, бджоли та терміти.

6. Прайдами живуть леви. Окремий прайд включає одного самця, двох–трьох самиць та декілька особин молодняку.

Організація популяції у вигляді колонії, прайда, зграї або стада дає певні переваги: полегшуються пошук корму, забезпечується захист від ворогів, у риб та птахів менше енергії витрачається на переміщення у просторі, оскільки основну роботу здолання опору води чи повітря виконують більш сильні тварини, що рухаються попереду зграї.

В усіх випадках групового контролю території в стаді, зграї, колонії та в інших об'єднаннях можливі три види їхньої структури:

а) група утворена з рівноцінних тварин, такими, наприклад, бувають зграї молодняку;

б) група з одним лідером, звичайно це самець з групою самиць та приплодом;

в) група зі складною лінійною ієрархією підпорядкування особин.

У багатьох видів тварин наявне намагання жити на одній, освоєній колись території. Воно отримало спеціальну назву – хомінг (від англ. поте – дім). Хомінг дуже корисний щодо тварин, він дозволяє притримуватися тієї території, яка їм добре відома та де вони легко знаходять їжу й укриття.

Власна територія контролюється тваринами, особини свого виду на неї не допускаються і активно виганяються. Тут спрацьовує ціла система міток або звукових сигналів. Як мітки найчастіше використовуються пахучі виділення. В антилоп такий пахучий секрет виділяється біля краю ока, у сарн – біля основи рогів. Кішки та собаки мітять свою територію сечею. Ведмеді та інші тварини обдирають кору на деревах, що ростуть на межі їхньої території. У птахів контроль території здійснюється за рахунок звукових сигналів. Деякі види за допомогою таких сигналів оберігають територію не тільки від особин свого виду, але й і від птахів інших видів. Щодо цього особливо цікаві птахи–пересмішники, які можуть удавати спів птахів інших видів. Жулан, наприклад, видає звуки, що копіюють спів приблизно 10 видів птахів. Це дозволяє йому створювати враження, що дана територія заселена й синицями, й дятлами й іншими видами птахів – забиратися на неї не варто.

Ряд видів тварин активно захищають свою територію. Але сутички, що мають місце, практично ніколи не мають тяжких і тим паче смертельних наслідків. У більшості випадків вони мають ритуальний характер. Звичайно територія залишається за тією особиною, яка освоїла її першою. На своїй території тварини тримаються більш впевнено й досить агресивно, а на іншій переважає орієнтувальний рефлекс. Частіше справа не доходить до сутичок, і все обмежується демонстрацією певних поз. Території, що контролюються тваринами частково перекриваються і члени однієї популяції завжди

підтримують зв'язки між собою Вони особливо необхідні в період розмноження, під час пошуку партнера.

Ряду видів тварин властиві **популяції кочового типу**. При стадній організації популяція в такому випадку не прив'язана до невеличкої ділянки території, а здобуває корм на великих територіях. Індивідуальні ділянки в окремих тварин відсутні.

Просторова структура популяцій тварин є високо динамічною. Вона змінюється за сезонами року залежить від фази продуктивного циклу та достатку кормових ресурсів.

Вивчення територіальності та популяційних полів у тварин і рослин засвідчує, що для будь-якої популяції властива специфічна і складна просторова структура. Вона побудована на екологічній та біологічній нерівнозначності особин у популяціях, на складній системі ієрархії особин, що включає домінуючі та підпорядковані організми. БІОЛОГІЧНІ ВИДИ можуть існувати та реалізовувати свої екосистемні та біосферні функції лише за умови цілісності просторової структури популяції. Її антропогенне руйнування навіть без прямого фізичного знищення живих організмів неминуче веде до їхнього випадання з екосистем та до загибелі. Охороняти той чи інший вид тварин – це означає забезпечити збереження території, до якої прив'язаний даний вид тварин.

Тема 11

ПОПУЛЯЦІЇ (4 ГОД)

1. Статичні показники популяції: розмір популяції (чисельність), щільність.

2. Внутрішньопопуляційні структури: генетична, статева, вікова, розмірна.

3. Динаміка популяцій. Фактори, що впливають на розмір популяції. Правило харчової кореляції.

До статичних показників популяції відносять розмір популяції, або її чисельність, щільність і пов'язану з нею просторову структуру, генетичну, статеву, вікову і розмірну структури.

1. Статичні показники популяції

Розмір популяції (чисельність)

Розмір популяції характеризується загальною кількістю організмів у популяції та запасом видоспецифічної біомаси. За своїми розмірами популяції живих організмів надзвичайно різноманітні. До того ж розмір популяції не постійна величина. Він дуже змінюється за сезонами та роками. Особливо характерні такі зміни для сукцесійних угруповань. У клімаксових угрупованнях, навпаки, розмір популяції більш стабільний.

Розмір популяції залежить від ємності біотипу популяції даного виду та ряду внутрішньопопуляційних властивостей. Серед останніх особливо важлива тактика репродукції. Тут можливі два варіанти. Перший полягає в продукції більшої кількості потомків за кожним актом розмноження, та другий – у продукції малої кількості потомків, але більшої життєздатності. При обмеженості матеріальних ресурсів ці варіанти репродуктивної тактики альтернативні. У попелиці потомство від однієї самиці налічує сотні особин, а лосі приводять у рік 1–2 потомків. При цьому вся популяція попелиці може розміщуватися на одній зараженій рослині (наприклад, сосні), а популяція лося займає територію в десятки квадратних кілометрів. В еволюції кожного виду виробляється свій специфічний варіант розмноження.

У цілому, розмір кожної популяції є результатом динамічної рівноваги її здатності до розмноження і тим опором, який чинить даній популяції навколишнє середовище.

Чисельність особин у популяціях рослин та тварин у різні роки сильно коливається. У рослин в окремі роки популяція може бути взагалі представлена лише насінням у ґрунті. Досить велика амплітуда коливань чисельності тварин у різні роки. Розмір популяції травневих хрущів може змінюватися в 1 млн. разів, у кролів – у сотні разів, у копитних – у десятки разів. Наявність хвиль чисельності популяцій є загальним біологічним законом існування популяції.

Але в цілому даних про розмір популяцій рослин та тварин ще дуже мало. Це суттєво гальмує рішення питання про допустимі величини вилову особин та біомаси популяцій при їх господарському використанні.

У XVII ст. було встановлено, що чисельність популяції зростає по закону геометричної прогресії, а в XVIII ст. Томас Мальту висунув свою теорію о зростанні популяції в геометричній прогресії. Така крива називається експонентною. Експонентне зростання чисельності популяції – це зростання кількості особин в незмінних умовах. Але незмінні умови в природі неможливі, тому що б тоді звичайні бактерії могли б покрити земну кулю шаром 2 м за 2 год. Таке не відбувається, тому що існує багато обмежуючих факторів. Вплив обмежуючих факторів на швидкість росту може довести чисельність до стабільної, або зменшити її. J-подібна крива перетворюється на S-подібну. Коливання чисельності відбуваються постійно, вони називаються флуктуаціями.

Є два основних варіанти *росту* популяції: незалежний та залежний від щільності. У першому варіанті число особин в популяції зростає незалежно від їхнього числа в популяції, в другому – відтворення має зворотний зв'язок з щільністю популяції. Чим більша щільність популяції, тим нижча народжуваність. За певної порогової величини показника щільності народжуваність дорівнює смертності, і число особин в такій популяції стабілізується.

Щільність

Щільність – це кількість особин на одиницю площі, наприклад, щільність населення – кількість чоловік на км², або гідро біонтів на одиницю об'єму, на

літр або кубометр. Щільність визначається без урахування нерівномірності розподілу особин на площі або в об'ємі, тобто одержуємо середню щільність тварин, рослин, людей.

Фактори, що впливають на щільність популяції поділяють на залежні (біотичні), або такі, що змінюються в часі, і незалежні (абіотичні) – такі, що в часі не змінюються. На щільність популяції також впливає процес саморегуляції (фенотипічний – стрес–реакції у самок гризунів тощо, генотипічний – дві форми сарани, циклічний – зайці, лемінги (залежність від кількості і якості корму)).

Задля стійкого існування популяції оптимальна *певна специфічна* для даного біологічного виду і типу середовища *щільність*. При розрідженому заселенні популяційного поля ускладнюються зустрічі партнерів по розмноженню, територію важко оберігати від вторгнення конкуруючих особин. Перенаселення, навпаки, створює дефіцит поживних речовин, а у тварин викликає стреси та досить часті сутички між особинами. Перенаселення настільки несприятливе, що в процесі еволюції виробилося багато різних механізмів його запобігання.

2. Внутрішньопопуляційні структури

Певна внутрішня структурність є фундаментальною властивістю будь-якої популяції. Така структурність є фактором підвищення виживання популяцій і її порушення неминуче знижує їх життєздатність. Під *внутрішньопопуляційною* структурою розуміють поділ популяції на групи особин, що відрізняються за тими чи іншими властивостями. Залежно від обраного критерію оцінки особин існує декілька видів внутрішньопопуляційної структури.

Генетична структура популяцій. Наявність у популяції двох або більше генетично різних форм називається генетичним поліформізмом. Для виявлення нетотожності особин та їхньої належності до тих чи інших внутрішньопопуляційних генетичних груп найбільш надійними є такі методи:

а) вивчення ізоферментного складу методом гель–електрофорезу,

б) виявлення успадкованих відмінностей у морфологічній структурі особин,

в) пересадження рослин в місця з різко зміненим середовищем.

За початковим визначенням *менделівські* популяції повинні складатися з *генетично* подібних особин. Ймовірно, що це одна з причин, через яку генетики уникають визначати розмір популяцій та виділяти популяції у природі. Якщо популяцію виділити як досить дрібну за розмірами одиницю, то в ній важливу роль буде відігравати *інбридинг*, тобто схрещування серед близьких родичів, що веде до інбридної депресії, зниження життєздатності потомства. Та якщо популяцію виділити як більш чисельну групу особин, то неминуче зросте шанс зустріти в такій популяції генетично подібні особини.

У популяціях, які виділяються екологами, рівень внутрішнього поліформізму досить різний. В окремих рослин та тварин популяція сформована з генетично однорідних організмів та генетичний поліформізм відсутній. В інших випадках генетичний поліформізм досить високий. Дослідження методом гелі-електрофорезу показує що поліформізм рослин в середньому можна оцінювати на рівні 25,9%. У цілому генетична структура популяцій пристосована до того екологічного простору, в якому популяція живе. Генетичний поліформізм сприяє більш повному заповненню цього екологічного простору та підвищує стійкість популяції до коливань екологічного режиму

Статева структура популяцій. Розподіл особин на чоловічі та жіночі (у рослин на тичинкові та маточкові) веде до формування особливої статевої структури популяцій. У цьому випадку під статевою структурою мають на увазі співвідношення особин різної статі. Особливості статевої структури популяцій визначаються їхньою видовою належністю. На відміну від побутових уявлень у живих організмів спостерігається не тільки розподіл на самців та самиць, але й широкий спектр проміжних за статтю особин. Якщо особини двостатеві, як це спостерігається у багатьох квіткових рослин, то статева структура популяції не виражена.

При наявності статевої диференціації особин вони можуть *відрізнятися за морфологічними та фізіологічними* ознаками. Нерідко особини різної статі

мають неоднакові розміри. У тварин чоловічі та жіночі особини можуть відрізнятися типом харчування. У ряді видів комарів, як відомо, самиці є кровососними, а самці харчуються нектаром рослин.

Співвідношення особин різної статі в популяціях при генетичному контролі складає приблизно 50% на 50%. В людському суспільстві співвідношення статей також відповідає цій пропорції. Але стать контролюється ще й середовищем. За таких причин можуть спостерігатися відхилення від цього співвідношення. Часто це пов'язано з більш високою смертністю самців, і тоді їхня доля в популяції (особливо в певні періоди) помітно знижена. Таке явище спостерігається у синиць та ряді видів гризунів.

Вікова структура популяції. Якщо покоління нових особин з'являється в популяції одноразово та перехід з одного вікового стану в інший йде синхронно, то в такій популяції вікова структура не виражена. У будь-який час всі особини в ній мають однаковий вік та однаковий віковий стан. Це має місце в популяціях культурних рослин, де завдяки одночасності посіву та сортовій ідентичності особин їх розвиток йде досить синхронно. Але у переважної більшості випадків популяції рослин та тварин складаються з особин різного віку та різного вікового стану.

У деревних рослин та тварин вікову структуру популяцій аналізують за абсолютним календарним віком особин. У цих випадках він досить легко визначається: у дерев за річними кільцями на деревині, у ссавців за будовою зубів. Коли ж календарний вік визначити важко, вікову структуру популяції оцінюють за віковим станом особин. Віковий стан особин – це певний етап онтогенетичного розвитку, який характеризується наявністю в особин специфічних властивостей та якостей. Цей підхід широко застосовується при аналізі популяцій трав'янистих рослин. Виділяють чотири основні вікові періоди, та в їх межах ще декілька вікових етапів.

Насіння знаходиться в стані спокою, обмін речовин в них зведений до мінімуму. *Проростки* мають зародкові корінці та перші листки, живляться вони змішано – за рахунок мобілізації запасних поживних речовин насіння та фотосинтезу. *Ювенільні* рослини повністю переходять до самостійного живлення, але їхні листки відрізняються особливою формою та розмірами

Іматурні рослини мають ознаки переходу від ювенільних до дорослих *Дорослі вегетативні* особини мають всі риси будови, що притаманні даному виду але не здатні до розмноження. Для *генеративних* особин характерна наявність органів розмноження. *Сенільні* рослини поступово припиняють формування генеративних структур, вегетативне відростання у них послаблене.

Частка в популяції особин різного вікового стану отримала назву *вікового спектру*. Якщо у віковому спектрі переважає насіння, ювенільні та вегетативні особини, то популяція називається *інвазійною*. При наявності в популяції представників усіх вікових станів її називають *нормальною*. Нормальні популяції можуть бути повночленними, якщо включають весь спектр вікових станів, і неповночленними, якщо особини тих чи інших вікових станів у популяції відсутні. *Регресивними* називають популяції, у яких переважають сенільні та старі генеративні рослини.

Аналіз вікового стану популяцій дозволяє оцінити їхній поточний стан та прогнозувати перспективи розвитку на найближчі покоління. З метою прогнозу в цьому випадку використовують математичні моделі. Досить добре виправдовує себе аналіз вікового стану популяцій з метою прогнозування чисельності промислового стада в рибному господарстві.

Тривалість життя виду залежить від умов існування. Виділяють фізіологічну і максимальну тривалість життя.

Фізіологічна тривалість життя – це така тривалість життя, яка визначена фізіологічними можливостями організму, якщо припустити, що в період життя організму на нього не впливають лімітуючі фактори.

Максимальна тривалість життя – це така тривалість життя, до якої може дожити дуже мала кількість особин в реальних умовах життя. Вона варіює від кількох хвилин (бактерії) до кількох тисячоліть (секвоя). Звичайно чим більше рослина або тварина, тим більша тривалість їх життя, хоча бувають виключення (кажан – 30 років).

За даними спостереження за організмами будують демографічні таблиці. Вони дозволяють будувати *криві виживання*.



Розмірна структура популяцій. В одновікових популяціях особини рослин відрізняються за розмірами та за загальним розвитком. Це створює ще один тип гетерогенності внутрішньопопуляційної структури – *розмірну структуру*, або, як її ще називають, *віталітетну структуру*. При оцінці загального розвитку особин за одною ознакою (наприклад, за вагою особин) більш доцільно використовувати термін «*розмір*», а при багатомірній оцінці особин одразу за комплексом кількісних ознак, які характеризують загальний розвиток особин, доцільне використання терміну «*віталітет*». Ієрархія розміру є результатом різної швидкості росту рослин та різного рівня продукційного процесу.

Передумовою виникнення розмірної структури популяції є біологічна мінливість. Функціонально найбільш важливі ознаки мають малу амплітуду мінливості. Кількість тичинок у рослин, будова органів розмноження тварин генетично захищені і мало змінюються. Проте є велика кількість ознак морфологічної організації, які характеризуються дуже великою мінливістю. Їх в основному і використовують при виявленні розмірної ієрархії особин в популяціях.

У першому наближенні розміри особин в популяціях визначаються за однією характерною ознакою. Її вибір, звичайно, а тієї чи іншій мірі суб'єктивний, але часто за розмірний показник приймають розміри надземної фітомаси (вагу) рослин та вагу тіла тварин. Більш інформативним є багатомірний підхід щодо оцінки статусу особин. У цьому випадку для оцінки стану особин використовують 2, 3 та більше ознак. Але такий підхід вимагає об'єктивізації вибору ознак та певного їх «зважування».

При характеристиці розмірної структури популяції особини підрозділяються на кілька (найчастіше на три) розмірних класи або класи віталітету. Такий аналіз характеризується великими можливостями і дозволяє

розкрити внутрішню гетерогенність популяцій. Залежно від співвідношення в популяції особин різних розмірів (великих, середніх та дрібних) популяції підрозділяються на три типи: депресивні, рівновісні та процвітаючі.

На відміну від вікового стану розмірні параметри мають високий рівень мінливості, досить точно відбиваючи флуктуації та тенденції зміни еколого–ценотичної ситуації. Це робить їх високо інформативними при оцінці статусу популяцій. Для потреб моніторингу популяцій віталітетний аналіз є одним з найбільш корисних інструментів.

В цілому, чим більше виражені в популяції різноманітні форми її внутрішнього різноманіття, тим більш стійкою вона є. При створенні штучних популяцій слід притримуватися цього важливого принципу.

3. Динаміка популяцій. Фактори, що впливають на розмір популяції. Правило харчової кореляції.

Спеціалісти в галузі екології вкладають в поняття динаміки популяції різний зміст. Дійсно, це дуже ємне поняття. Динамічний популяційний процес включає в себе декілька відносно самостійних явищ: зміна розмірів території, яку займає популяція, зміна щільності особин в межах популяційного поля, межі при цьому можуть залишатися попередніми, та, нарешті, зміна розмірів запасу фітомаси в розрахунку на одиницю площі за рахунок трансформації стану особин, що входять до популяції. Якщо все ж таки динаміку популяцій розуміти тільки як зміну чисельності особин, то трансформація властивостей особин, зміщення співвідношення між різними їхніми групами і особливо функціонування популяції будуть тоді виступати як механізми, що забезпечують динаміку чисельності.

Динамічні показники характеризують процеси, що проходять у популяціях за певний проміжок часу. Основними динамічними показниками популяції є народжуваність, смертність та швидкість зростання.

Народжуваність – це число нових особин, які з'являються в популяції за певний період часу у розрахунку на одну особину. Для порівняльної характеристики народжуваності використовують особливий показник – питому народжуваність, яку обчислюють як кількість новонароджених особин, що

віднесена до початкового розміру популяції. Величина народжуваності суттєво змінюється у різних біологічних видів. Наприклад, в оселедця одна особина відкладає до 50 тис. ікринок, а в акул – тільки декілька штук. Звичайно народжуваність пов'язана з наявністю турботи про потомство. Якщо така турбота є, то народжуваність нижча. Широко варіює цей показник у рослин. Орхідні продукують до мільйона насінин, але вони пилоподібні та не мають добре диференційованого зародку. Та у деяких видів пальм в рік утворюється всього декілька плодів, але кожний з них важить більше кілограма, вони мають великий зародок та великий запас поживних речовин. Природний добір спрямований не на звичайне збільшення плодовитості, а на таке співвідношення плодовитості з характером зачатків розмноження, яке забезпечує найбільшу життєздатність потомства.

Рівень народжуваності помітно змінюється протягом років. Добре ВІДОМІ ЦИКЛИ плодоношення яблунь. У дрібних гризунів (лемінги, миші) вибухи високої народжуваності відбуваються один раз у 3–4 роки. Їм відповідають і сполохи народжуваності в популяціях хижаків: лисиці, песці, сови. У сарни сполохи народжуваності спостерігаються в середньому один раз у 40 років.

Правило харчової кореляції: у процесі еволюції зберігаються лише ті популяції, для яких швидкість розмноження скоригована з кількістю харчових ресурсів середовища їх існування.

Смертність особин у популяціях ще недостатньо вивчена. Одні фахівці гадають, що старіння і смерть особин генетично запрограмовані та мало залежать від умов існування організмів. Інші вчені вважають, що будь-який організм потенційно безсмертний. Старіння та наступна смерть є наслідком накопичення метаболітів, псування мембран і т.п. процесів, які мають обов'язковий характер. Однак у кожного організму є свої межі біологічного життя. Вимирання особин у популяціях може спостерігатися на різних фазах розвитку особини. Закономірним є вимирання найбільш старих, але пік смертності припадає на молоді особини. Майже у всіх рослин найбільша кількість смертей припадає на фазу проростання насіння, у тварин – на фазу молодняка.

Тема 12

ЕКОЛОГІЧНА НІША

1. Поняття про екологічну нішу. Принцип Гаузе.
2. Стратегії виживання рослин і тварин (r- та K-добор; C-, S- та R-стратегія).

1. Поняття про екологічну нішу. Принцип Гаузе.

Кожна популяція існує в певному місці, де поєднуються ті чи інші абіотичні та біотичні фактори. Таке місце помешкання виступає як своєрідна «адреса» популяції. Якщо вона відома, то існує ймовірність знайти в даному біотипі саме таку популяцію.

Але кожна популяція може бути охарактеризована ще і її екологічною нішею. Екологічна ніша є функціональним поняттям. За уявленнями спеціалістів, які розробили концепцію екологічної ніші, вона є тим діапазоном умов, за яких живе та відтворює себе популяція. При цьому екологічна ніша сприймається не як об'єм фізичного простору, а як характеристика популяції стосовно всієї системи абіотичних та біотичних факторів, при яких вона може існувати.

Щодо кожного конкретного фактору чи умов життя кожен вид має свою амплітуду, при якій він може існувати. Але оскільки факторів існування у тварин та рослин багато, то екологічну нішу можна уявити собі як область в багатомірному просторі факторів, при яких може існувати дана популяція.

Кожній популяції характерна **фундаментальна екологічна ніша**, що представляє собою комплекс екологічних факторів, необхідних для даного виду при відсутності конкурентів. Цей тип ніші відповідає потенційним можливостям виду. На відміну від цього **реалізована екологічна ніша** охоплює ту амплітуду умов, яка доступна виду в присутності його конкурентів. Реалізована ніша, як правило, в тій чи іншій мірі менша фундаментальної.

Правило екологічної ніші: порожньою екологічна ніша не буває, вона обов'язково завжди заповнюється природним шляхом.

Співвідношення між екологічними нішами різних популяцій можуть бути дуже різноманітними: від збігання екологічних ніш до повного розмежування.

У межах власної екологічної ніші кожна популяція є найбільш сильним конкурентом. Тому двом різним популяціям з однією і тією ж нішею разом уживатися важко. У біоценозах постійно йде процес диференціювання видів за екологічними нішами.

Диференціювання за екологічними нішами є дуже важливим механізмом утворення угруповань рослин та тварин. Воно забезпечує співіснування видів в одному і тому ж біоценозі. Видове різноманіття завжди вище тоді, коли процес диференціації ефективний, що прослідковується в мозаїчних багатих біоценозах. У тварин механізм диференціації за екологічними нішами часто буває досить сильним. Рослини, навпаки, часто мають подібні екологічні ніші, оскільки в принципі у них однакові джерела живлення – сонячна радіація, вода, поживні речовини ґрунту. Але й тут завжди є диференціація: види можуть займати різні яруси, з метою пом'якшення конкуренції за опилувачів, або квітнуть вони в

різний час, і т.п. При конструюванні штучних біоценозів прийняття до уваги процесу диференціювання за екологічними нішами забезпечує створення стійких угруповань та отримання більшої кількості біопродукції. Так, для забезпечення високих та стабільних з року в рік врожаїв зеленої маси здавна практикувалися посіви суміші трав та бобових (наприклад, конюшина та тимофіївка). У таких сумішах рослини суттєво диференційовані за різними екологічними нішами: бобові споживають в основному фосфор, злаки – азот немає конкуренції за опилувачів.

Взаємовідносини між видами рослин та тварин складають широкий спектр взаємодій від несприятливих до взаємодопомоги. З часів Ч. Дарвіна в співіснуванні популяцій перш за все вбачали боротьбу – конкуренцію. Дійсно, обмеженість ресурсів та високі потенціали розмноження неухильно ведуть до змагання між організмами. Біоценози практично завжди є багатовидовими біологічними системами. Тому кожна окрема популяція зазнає з боку всіх інших популяцій біоценозу сумарний конкурентний тиск. Цей ефект називають *дифузною конкуренцією*.

Дифузній та попарній конкуренціям надається велика роль в організації біоценозів. На формування такого погляду великий вплив мали класичні

досліди *Г.Ф.Гаузе* (1934). Він зробив серію дослідів з двома видами інфузорій, які відрізнялися одна від одної здатністю захоплювати їжу. Виявилося, що під впливом конкуренції один вид, конкурентно слабкіший, повністю випадав із популяційної суміші двох видів. Важливий екологічний механізм, що діє в такому випадку, отримав назву: ***принцип конкурентного виключення або принцип винятку Гаузе: два види не можуть існувати в одній і тій самій місцевості, якщо їхні екологічні потреби ідентичні, тобто якщо вони займають одну й ту саму екологічну нішу.*** Цей принцип діє серед популяцій різних видів тварин та рослин. Так, у прісних водоймах один вид ряски *Lemna gibba* витісняє інший вид ряски *L. polyrrhiza*.

Міжвидова конкуренція за ресурси може стосуватися простору, їжі, біогенних елементів тощо. Результатом міжвидової конкуренції може бути взаємне пристосування двох видів, або одна популяція заміщується популяцією іншого виду, а перший має переселитися на інше місце або перейти на іншу їжу.

Однак численні спостереження в природі показали, що конкурентні види існують в одних і тих же угрупованнях. Очевидно, що конкуренція, хоч і пригнічує партнерів та звужує їхні реалізовані екологічні ніші, однак не веде до повного випадання їх з біоценозів. співіснування біологічних видів рослин та тварин з досить однаковими вимогами стосовно довкілля є екологічною нормою.

Існує чимало механізмів забезпечення співіснування популяцій різних видів. Види використовують різні ресурси, та якщо характер необхідних їм ресурсів однаковий, то вони використовують їх в різний час. Найвідоміший приклад – розподіл хижих тварин на нічних та денних. Це зокрема такі пари зі спорідненим положенням у трофічних ланцюгах: сови – соколи, коники – цвіркуни.

Оскільки найбільша потреба в ресурсах у всіх рослин припадає на період їх цвітіння, у популяцій різних видів рослин, що ростуть разом, саме цвітіння

розмежовується у часі. Такий же механізм робить менш гострою конкуренцію за опилювачів. Пом'якшує конкурентні взаємовідносини

територіальність у тварин та ярусність у рослин: простір підрозділяється так, що конкуренти, які співіснують, використовують його різні ділянки.

2. Стратегії виживання рослин і тварин (r- та K-добор; C-, S- та R-стратегія).

Світ живих організмів надзвичайно різноманітний. Різноманітні не лише форми або розміри істот, різноманітні пристосування, завдяки яким рослини та тварини вирішують свої головні проблеми – виживання та розмноження. Перш за все у різних видів живих організмів дійсно різні розміри тіла. Це має не останнє екологічне значення. Великі рослини та тварини більш стійкі і мають більше можливостей зберегти свої функції при зміні умов існування. Великим тваринам легше впоратися зі здобиччю або протистояти хижакам. Зате дрібні за розмірами організми потребують менше речовин та енергії на реалізацію своїх життєвих функцій, їм легше знайти укриття або сховатися від хижака.

Неоднаково вирішують різні види живих істот і проблему розмноження. Велика кількість видів бамбуку цвітуть та плодоносять тільки раз у житті, в очерету та яблуні це повторюється щорічно. Деякі види тварин народжують лише одного–двох потомків, а інші – десятки і навіть сотні. Досить широко змінюється і сама турбота про потомство.

У багатьох випадках вся різноманітність форм життя визначається доцільністю витрат речовин та енергії на ті чи інші структури або процедури. Завжди є альтернатива – спрямовувати наявні в організмі ресурси на збільшення власного тіла або витратити їх на потомство. Що ліпше, мати нечисленних, але великих та стійких потомків або дрібних, але у великій кількості. Спробу знайти закономірність у вирішенні в процесі еволюції живих організмів робить концепція **r- та K-дбору**. Ця концепція була сформульована *Р.МакАртуром* та *Е.Уїлсоном* (1967), але в найбільш повній мірі розвинута *Е.Піанкою* (1981).

У позначеннях, прийнятими цими авторами, **r** – справжня (миттєва) швидкість росту популяції, **K** – означає максимальну щільність популяції, тобто

число особин у розрахунку на одиницю площі, при якому чиста швидкість розмноження дорівнює 1, а $r = 0$.

Було показано, що еволюція в нестабільному середовищі сприяє збільшенню r , а знаходження популяції в умовах її рівноваги з середовищем – до збільшення K . У крайніх варіантах **r -види** – це невеликі організми, з коротким періодом індивідуального життя, що спрямовують більшу частину речовин та енергії на формування органів розмноження. Головна риса стратегії їхнього життя – розмноження. Значення показника r (природжена швидкість росту популяції) високе. Швидкість розмноження однакова в популяціях різної щільності. Вид займає дану територію тимчасово. Процес розселення швидкий. На продукцію зачатків розмноження витрачається більша частина біомаси організму. Особини дрібні. Переважно недовговічні організми. *Приклади:* блакитна синиця, бактерії, хвилястий папуга, однорічні трави.

Навпаки, **K -види** є великими організмами з тривалим життям. Вони пізно приступають до розмноження та витрачають на нього лише малу частку наявних ресурсів. Головна риса їхньої життєвої стратегії – виживання особин та контроль території, якою вони володіють. Значення показника r низьке. Швидкість розмноження падає із зростанням щільності. Вид займає дану територію на тривалий час. Процес розселення повільний. На продукцію зачатків розмноження витрачається невелика частина загальної біомаси організму. Особини великі.

Тривалість життя організмів велика. Мало спеціалізовані форми. Часто спостерігається вузька спеціалізація. *Приклади:* кондор, альбатрос, дерева, чагарники.

Е.Піанка підкреслював, що визначити тип стратегії якого-небудь організму можна тільки в порівнянні з іншими.

У сучасній екології отримала поширення ще й інша, суто емпірична система оцінки стратегії життя. Вона була запропонована англійським вченим **Д.Граймом** (1974), та пізніше розвинута **Б.М.Міркіним** (1985). Для позначення типів стратегій використовуються латинські літери. За системою **Д.Грайма**

виділяють три основні стратегії та чотири проміжні. Основні стратегії відповідають кутам «трикутника стратегій»

C-стратегія реалізується видами-конкурентами. Це тварини та рослини з високою конкурентною спроможністю. Вони живуть у стабільних умовах, погано переносять порушення середовища. Фундаментальна та реалізована екологічні ніші у C-стратегів близькі між собою, типовими видами-конкурентами є, наприклад, бук Карпатських лісів, слон та лев африканських саван.

S-стратегія відповідає стрес-стійким організмам, які пристосовані до життя в умовах частих порушень біотопів. У цих рослин та тварин фундаментальні та реалізована екологічні ніші також близькі між собою. Кожен зі стрес-стійких видів пристосований до стресу певного виду. Універсальної стрес-стійкості немає. прикладом стрес-видів можуть служити ящірки, саксаул.

R-стратегія характерна рудеральним організмам, які мешкають у відкритих біотопах. Вони мають високі репродуктивні можливості та швидко заселяють такі біотиби. Конкурентна здатність у них низька. Але зате рослини з рудеральною стратегією мають великі «грунтові банки, насіння. Типовими R-стратегіями є ворона, щиріця та ІНШІ бур'яни.

Стратегія життя є не стільки властивістю видів, скільки властивістю популяції. Існує чимало випадків, коли популяції одного й того ж виду реалізують різні стратегії. Очерет в плавнях веде себе як типовий C-стратег, але його популяції на засолених ґрунтах реалізують вже S-стратегію. C-стратегом в лісовій зоні є дуб, але в південних насадженнях його популяції виявляються S-стратегіями.

Тема 13

ЛАНЦЮГИ ЖИВЛЕННЯ. ЕКОЛОГІЧНІ ПІРАМІДИ

1. Закономірності перенесення енергії в середині екосистеми: ланцюги живлення, трофічні мережі, типи ланцюгів живлення.
2. Трофічні піраміди. Правило екологічної піраміди. Правило 10 % (правило піраміди енергій Р. Ліндемана).
3. Концентрація речовин у трофічних ланцюгах.

1. Закономірності перенесення енергії в середині екосистеми: ланцюги живлення, трофічні мережі, типи ланцюгів живлення

Між живими організмами екосистеми існують різноманітні зв'язки. Одними з найважливіших, які пов'язують різні організми в одну екосистему, є харчові або трофічні. Харчові зв'язки об'єднують між собою організми за принципом «їжа–споживач». В екосистемах зв'язком «їжа–споживач» охоплюються всі живі організми. Це призводить до виникнення харчових, або трофічних ланцюгів. На початку кожного трофічного ланцюга знаходиться автотрофна жива рослина, що здійснює фотосинтез (частково хемосинтез). Ця група організмів називається продуцентами. За ними йдуть консументи, а замикають трофічні ланцюги редуценти, які мінералізують органічну речовину.

До кожного конкретного трофічного ланцюга звичайно входить 4–5 видів організмів або груп організмів із різним або однаковим типом живлення, але в окремих біомах трофічні ланцюги можуть бути вкорочені. Так, на елементарний трофічний ланцюг складається з чотирьох ланок: зелені рослини – рослиноїдні комахи – комахоїдні птахи – хижі птахи.

Як правило, їжа кожної живої істоти більш–менш різноманітна. Тільки всі зелені рослини однаково «живляться» вуглекислим газом та іонами мінеральних солей. У тварин випадки вузької спеціалізації харчування не такі вже численні. У результаті можливості зміни харчування тварин трофічні ланцюги перехрещуються між собою, що веде до виникнення в екосистемі єдиної *трофічної мережі*. Трофічна мережа екосистеми є основним способом

інтеграції в них усіх живих організмів. Наявність складних трофічних мереж із можливістю переключення живлення окремих груп організмів на паралельні ланцюги робить екосистему більш стійкою. Знищення того чи іншого компоненту трофічної мережі не веде до знищення всієї екосистеми, як це може трапитися в тих випадках, коли трофічна мережа відсутня й організми зв'язані між собою одним трофічним зв'язком,

У межах загальної трофічної мережі екосистеми доцільно виділяти конкретні найбільш завантажені та відносно самостійні трофічні ланцюги. Такі ланцюги за їх типом підрозділяють на *пасовищні трофічні ланцюги* та *детритні трофічні ланцюги*.

Пасовищні трофічні ланцюги становлять таку послідовність живих організмів: автотрофні зелені рослини – консументи–фітофаги – консументи–хижаки. У кожному конкретному випадку ланка консументів може бути багатоскладовою. Так, в океанах та морях пасовищні трофічні ланцюги можуть

починатися з фітопланктону. Ним харчується зоопланктон. Фіто– та зоопланктоном харчуються деякі види риб. Ці риби, в свою чергу, є їжею для хижих риб. Закривати таку послідовність можуть птахи, що харчуються хижими рибами.

У детритних трофічних ланцюгах продукція автотрофних рослин або консументів прямо в їжу не використовується. У цьому випадку жива речовина попередньо відмирає та надходить до поверхні ґрунту чи на дно водойм. Такий мертвий органічний матеріал називається детритом. Він включає в себе рослинний опад, фекалії, трупи тварин або продукти життєдіяльності, що виділяються в навколишнє середовище. Детрит стає їжею для різних груп рослинноїдних тварин, грибів, мікроорганізмів, поетапно піддаючись гуміфікації та мінералізації.

Живі організми в детритних ланцюгах, на відміну від пасовищних ланцюгів, повністю залежать від кількості та якості детриту. Звичайно першими організмами, що використовують детрит бувають в одних прикладах гриби та бактерії, а в інших – дощові черв'яки, слимаки та рослиноїдні ґрунтові чи

водяні комахи. Наступну ланку детритного трофічного ланцюгу складають хижаки. Часто це амеби та нематоди. Більшість з них мікроскопічного розміру і харчується грибами та бактеріями. Але є й більші форми – жуки, мурахи, терміти. Хижацтво таких організмів умовне. Вони звичайно поїдають гриби разом з детритом. Так ведуть себе багатоніжки, мокриці, ногохвістки. Деякі їх види всеїдні, ІНШІ – вузько спеціалізовані щодо живлення трупами, екскрементами або іншим видом детриту. На трофічну діяльність усіх організмів детритного трофічного ланцюгу найбільше впливають температура, вологість, наявність кисню та азоту. Завершується детритний ланцюг повною мінералізацією органічної речовини з розкладом на вуглекислий газ, воду та мінеральні речовини.

2. Трофічні піраміди. Правило екологічної піраміди. Правило 10 % (правило піраміди енергій Р. Ліндемана)

При описанні трофічних ланцюгів зручніше об'єднувати організми подібного типу харчування в один трофічний рівень. У цьому випадку всі автотрофні рослини складають перший трофічний рівень – рівень продуцентів. На другому трофічному рівні будуть розташовані консументи 1-го рівня – фітофаги, на третьому трофічному рівні – консументи 2-го порядку – хижаки і т.д.

У трофічних ланцюгах органічна речовина, що використовується, завжди несе в собі ту чи іншу кількість зв'язаної енергії.

***Правило 10 % (правило піраміди енергій Р. Ліндемана)** з одного трофічного рівня екологічної піраміди переходить на інший, вищий рівень у середньому близько 10% енергії.*

При переході від однієї ланки трофічного ланцюга до іншої до 80–90 % енергії розсіюється у вигляді тепла. Ця обставина є головним лімітом довжини трофічних ланцюгів. Останнім ланкам ланцюгу вже не дістається зв'язаної енергії. Найменш ефективна передача енергії в ланці продуценти–фітофаги. Найбільш повно передається енергія від одного консумента до іншого, і тому

ця частина трофічних ланцюгів виявляється найбільш довгою. За підрахунками екологів, перехід від одного трофічного рівня до іншого за неповнотою передачі зв'язаної енергії веде до зменшення біопродукції приблизно в 10 разів. Очевидно, що чим менші втрати, тим більш «підібрані» живі організми один до одного і трофічний ланцюг працює більш ефективно.

В екології співвідношення чисельності організмів, їх біомас або зв'язаної в біомасі енергії звичайно зображують у формі екологічних пірамід. Відповідно розрізняють екологічні піраміди чисельності, біомаси та енергії. В основі екологічної піраміди розміщуються організми першого трофічного рівня, а на її вершині – організми кінцевого для даної екосистеми трофічного рівня. екологічні піраміди звужуються від основи до вершини. Для енергетичних пірамід таке звуження – універсальний закон. В екологічних пірамідах чисельності і біомас можуть бути виключення.

Перевернутий вигляд може мати піраміда чисельності, якщо маса організмів різних трофічних рівнів дуже відрізняється або за рахунок паразитів і надпаразитів. Наприклад: яблуня (1) – яблунева плодожерка (кілька тисяч) – синиця (2–4) – кліщ пухойд (кілька сотень).

Піраміда мас може мати перевернутий вигляд у водних екосистемах. Це пов'язано із великою швидкістю розмноження фіто– і зоопланктону і із порівняно невеликою її масою.

3. Концентрація речовин у трофічних ланцюгах

У трофічних ланцюгах всі види речовин послідовно переходять від одного організму до іншого. Органічні речовини в цьому процесі перетворюються в специфічну для кожного виду рослин та тварин форму. Так, білки рослин в процесі живлення фітофагів, які їх споживають, розщеплюються до амінокислот, і вже з них в організмі тварини синтезуються свої специфічні білки.

Інша доля притаманна окремим хімічним речовинам, зокрема так званим ксенобіотикам – речовинам, що в природі спочатку були відсутніми, а потім

синтезовані людиною. Такі речовини проходять через трофічні ланцюги незмінними. У силу того, що розмір біомаси в екологічних пірамідах закономірно знижується при переході на кожний новий трофічний рівень, концентрація ксенобіотиків у розрахунку на одиницю біомаси стає більшою. Цей ефект називається законом концентрування речовин у трофічних ланцюгах.

Закономірності концентрування речовини в трофічних ланцюгах були детально вивчені на прикладі ДДТ – пестицида, який застосовується для знищення ряду комах та відрізняється високою стійкістю. За даними Н.Гріна та ін. (1990), в США в трофічному ланцюгу з чотирьох ланок концентрація ДДТ зростала таким чином: у тілі водяних рослин (ДДТ вносили для знищення комарів) його концентрація складала 0,04 г на один кг біомаси, у риб, що харчуються водяними рослинами вона підвищилася до 10 г на кг біомаси, у хижих великих риб досягала 50 г на один кг ваги тіла, а у птахів, що харчуються рибою досягла 75 г на один кг біомаси. Всього за 4 ланки трофічного ланцюга концентрація ДДТ в тканинах зросла в 1875 разів.

Аналогічно іде концентрація радіоактивних речовин, важких металів та інших ксенобіотиків.

В ланцюгу комарі – хірономіди – ластівки виявилось, що відбувається накопичення важких металів в тілі ластівок. У мозковій тканин, та печінці накопичувався свинець, у м'язах, шкаралупі яєць та в тканинах ембріонів – хром та нікель, а в пір'ї – мідь та свинець.

Концентрування речовин у трофічних ланцюгах має важливі наслідки для всієї практики господарювання людини в природних екосистемах. Забруднення, яке вважається незначним при оцінці кількості забруднювача в навколишньому середовищі, стає катастрофічно небезпечним при дії закону концентрування та небезпечним перш за все для самої людини, яка знаходиться на вершині усіх трофічних ланцюгів пасовищного типу.

Трофічні ланцюги виконують ще й бар'єрну функцію. Із концентруючими та бар'єрними функціями живої речовини пов'язана здатність екосистем до самоочищення. Вона проявляється стосовно великого класу речовин. Ряд з них,

потрапляючи до трофічного ланцюгу, поступово руйнується. Але така здатність біомів до самоочищення не безмежна. Є верхній граничний рівень концентрації, перевищення якого вже не дає можливості біому очиститися від даної речовини. Тут багато чого залежить від типу забруднюючої речовини та швидкості її надходження в екосистему. При поступовому надходженні забруднюючих речовин самоочищення йде ефективніше, ніж при разових викидах в екосистему великої кількості ксенобіотика.

Деякі забруднюючі речовини в біогеохімічних циклах не руйнуються, а переходять у депо даного циклу (гірські породи, атмосферу і т.п.), та їхня шкідлива дія на організм знижується. Це відбувається з багатьма мінеральними речовинами.

Кількісну оцінку здатності екосистем до самоочищення проводять на основі порівняння швидкості надходження тієї чи іншої речовини до екосистеми зі швидкістю асиміляції цієї речовини екосистемою. У прикладі, що наводять Д.Бейч та І. Макескіл, для однієї з природних екосистем США цей показник складав для води 3,3 кг/га у рік, для фосфору – 4,0, азоту – 11,8. міді – 0,9, кадмію – 4 7. У цьому прикладі при комплексному забрудненні критичним виявилось б забруднення азотом, яке повинно контролюватися в першу чергу.

Тема 13

ПОТІК ЕНЕРГІЇ НА ЗЕМЛІ. ПОНЯТТЯ ПРО БІОГЕОХІМІЧНІ ЦИКЛИ (4 год)

1. Потік енергії на Землі.
2. Поняття про біогеохімічні цикли. Закон біогенної міграції атомів (В. І. Вернадський).
3. Кругообіг води в біосфері.
4. Кругообіг вуглецю. Втручання діяльності людини у цей процес.
5. Кругообіг кисню в біосфері
6. Кругообіг азоту в біосфері. Втручання діяльності людини в цей процес.
7. Кругообіг фосфору та сірки в біосфері. Втручання діяльності людини в цей процес.
8. Вплив антропогенного фактора на кругообіг речовин.

1. Потік енергії на Землі.

Енергія – це загальна кількісна міра руху та взаємодії усіх видів матерії. Відповідно до закону збереження енергії вона не зникає та не виникає з нічого, а тільки переходить з однієї форми до іншої.

Потік енергії на Земній Кулі має три джерела:

а) кінетична енергія оберту Землі та її супутника Місяця як космічних тіл. Вона проявляється в морських припливах, енергія яких недоступна живим організмам, але може використовуватися людиною.

б) енергія земних надр, яка підтримується ядерним розпадом урану та торію. Ця енергія виділяється у формі геотермічного тепла. У вулканічних районах вона використовується для опалення оранжерей та басейнів.

в) сонячна енергія, на базі якої здійснюється життєдіяльність в автотрофних організмів.

На Сонці енергія виникає в результаті ядерних перетворень. Головне з них – це перетворення водню в гелій через дейтерій. Променева енергія Сонця проявляється в амплітуді довжини хвиль від 0,3 до 2,0 мкм. Доля ультрафіолетового випромінювання в ній невелика. Воно в основному

затримується озоновим екраном планети. Приток енергії до зовнішньої поверхні атмосфери планети від Сонця порівняно постійний – це так звана сонячна постійна, яка дорівнює $1,93 \text{ кал/см}^2$ за 1 хв. Вона відхиляється від середнього значення всього тільки на 0,1–0,2%. Але тривалих спостережень за величиною сонячної постійної поки що не велося і її багатовікові тенденції не відомі.

За неофіційними даними, спеціалісти вважають, що протягом останнього мільярду років сонячна постійна не змінювалася.

Всього до Землі доходить $10,5 \times 10^6 \text{ кДж/м}^2$ у рік променистої енергії. Але 40% її одразу відбивається у космічний простір, а 15% поглинається атмосферою: або перетворюється в тепло, або витрачається на випаровування води. В атмосфері в основному сонячну радіацію поглинає водяна пара. В океанах цю роль виконує рідина (вода), на суходолі – гірські породи та ґрунт. Велика частина радіації відбивається в атмосферу від поверхні льоду та снігу.

Всю біосферу можна розцінювати як єдине природне утворення, що поглинає енергію з космічного простору та направляє її на внутрішню роботу. У біосфері енергія тільки переходить з однієї форми до іншої та розсіюється у вигляді тепла. Основними перетворювачами енергії в біосфері є живі організми. Вони перетворюють вільну променисту енергію в хімічно зв'язану, котра потім переходить від одних біосферних структур до інших. При кожному переході частина енергії перетворюється в тепло та втрачається в навколишньому просторі. Рослини та земна поверхня в середньому на рік поглинають $5 \times 10^6 \text{ кДж/м}^2$ енергії. Ця величина різна на різних широтах. Ефективність перенесення енергії в живій речовині досить низька. При перенесенні від продуцентів до консументів першого порядку вона складає всього 10%. Перенесення від консументів першого порядку до консументів другого порядку більш ефективний – 20%. Таким чином, видно, що травоядні тварини менш ефективно використовують їжу, ніж м'ясоїдні. Це в багатьох випадках пов'язано з хімічним складом їжі. У рослинах переважає лігнін і целюлоза та є захисні речовини від фітофагів. Завершується потік енергії на редуцентах, де енергія або ж остаточно розсіюється у вигляді тепла, або акумулюється в мертвій

органічній речовині (детрит). Однією з форм тривалого збереження акумульованої енергії є нафта, кам'яне вугілля та торф.

2. Поняття про біогеохімічні цикли. Закон біогенної міграції атомів (В. І. Вернадський)

Явище еволюційного прогресу – появи і розвитку дедалі складніших і досконаліших форм молекулярних та біологічних структур має певну матеріальну природу і підкоряється загальним фізичним законам, зокрема термодинамічним.

У біосфері постійно здійснюється безперервний колообіг речовин, що сприяє перебігу всіх процесів життєдіяльності організмів. Нескінченна взаємодія абіотичних факторів середовища та живих організмів екосистем супроводжується безперервним обміном речовиною між біотопом і біоценозом у вигляді органічних та мінеральних сполук, які по черзі змінюють одні одних. *Колообіг речовин – це повторюваний процес взаємопов'язаного перетворення, переміщення речовин у природі, який має циклічний характер і відбувається за обов'язкової участі живих організмів.*

Розрізняють малий, біологічний, і великий, геологічний, колообіги речовин, а також колообіги біогенних елементів.

На основі колообігу неорганічних речовин під впливом сонячної енергії виник **біотичний колообіг** – цикл синтезу і розпаду органічних речовин.

Еволюція біосфери тісно пов'язана з еволюцією Землі й умовно поділяється на кілька фаз: перша – формування ранньої земної кори, атмосфери і гідросфери, виникнення **геологічного колообігу речовини**; великий геологічний колообіг – циркуляція атмосферних мас, води і розчинених у них мінералів, переміщення продуктів гірських порід на поверхню планети і знову в її надра (близько 4,6 млрд років тому); друга – хімічна еволюція (4,6–3,8 млрд років тому) – розвиток процесів синтезу і накопичення простих органічних сполук, необхідних для існування життя (амінокислот, простих пептидів, азотистих основ, простих вуглеводів); третья (3,8–1,2 млрд років тому) – розвиток давньої біосфери, еволюція прокаріотичного світу, виникнення біологічного колообігу речовин, формування кисневої атмосфери: четверта –

виникнення еукаріотів, заселення суші, розвиток сучасного біорозмаїття світу (1,2 млрд років тому – теперішній час). Перші живі організми були *анаеробами* (існували в безкисневому середовищі), потім з'явилися організми *автотрофи*, здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних сполук (вуглекислою газу, води, нітрогенвмісних і фосфоровмісних сполук) за допомогою сонячної енергії (*фотосинтез*) або окисних реакцій (*хемосинтез*). Першими фотосинтезуючими організмами були бактерії (*ціанобактерії*), які дали початок розвитку процесів у *трофічному ланцюгу* "продуценти – консументи – редуценти".

Малий, або біологічний (біотичний), колообіг відбувається в мікроекосистемах. Співіснування в кожній з таких екосистем живих організмів (продуцентів, консументів і редуцентів), пов'язаних обміном речовин, зумовлюють безперервно повторюваний колообіг основних елементів, необхідних для живої клітини. У кожній системі відбувається колообіг речовин, як результат взаємодії автотрофів і гетеротрофів у ланцюгу живлення. Різні види організмів споживають речовини, які необхідні їм для задоволення життєвих потреб: для підтримання процесів життєдіяльності, росту та відтворення. При цьому вони безперервно виділяють у навколишнє середовище більш або менш складні органічні та мінеральні продукти метаболізму. З потоку речовин у цьому колі утворився *біологічний колообіг речовин*.

Геологічний і біологічний колообіги речовин разом склали *біогеохімічний колообіг*, з'єднавши в ньому величезну потужність геологічного і надзвичайні швидкість та активність біологічного. Біогеохімічний колообіг формувався впродовж 1,5–2 млрд років, потім стабілізувався і суттєво не змінювався останні 2 млрд років. Фотосинтезуючі продуценти практично сформували на Землі кисневу атмосферу.

Біогеохімічний цикл можна визначити як циклічне поетапне перетворення речовин та зміну потоків енергії з просторовим масоперенесенням, яке здійснюється за рахунок сумісної дії біотичної та абіотичної трансформації речовин. Біогеохімічні цикли становлять собою циклічні переміщення біогенних елементів: вуглецю, кисню, водню, азоту, сірки, фосфору, кальцію, калію та ін. від одного компоненту біосфери до інших

так, що на певних етапах цього кругообігу вони входять до складу живої речовини.

Рушійною силою всіх речовин в біогеохімічних циклах є потік сонячної енергії або частково енергії геологічних процесів Землі. Витрати енергії необхідні і для переміщення речовин у біогеохімічних циклах, і для подолання біогеохімічних бар'єрів. Такими бар'єрами на різних рівнях виступають мембрани клітин, самі особини рослин і тварин та інші матеріальні структури. Переміщення речовин у біогеохімічних циклах одночасно забезпечує життєдіяльність живих організмів. Головними оціночними параметрами ефективності та напрямку роботи біогеохімічного циклу є кількість біомаси, її елементарний склад та активне функціонування живих організмів.

Просторове переміщення речовин у межах геосфер або, інакше кажучи, їхня **міграція** підрозділяється на **п'ять** основних типів:

1. **Механічне** перенесення (йде без зміни хімічного складу речовин).
2. **Водне** (міграція здійснюється за рахунок розчинення речовин та їх наступного переміщення у формі іонів або колоїдів). Це один із найбільш важливих видів переміщення речовин у біосфері.
3. **Повітряне** (перенесення речовин у формі газів, пилу або аерозолей із потоками повітря).
4. **Біогенне** (перенесення здійснюється за активної участі живих організмів).
5. **Техногенне**, що проявляється як результат господарської діяльності людини.

Інтенсивність кругообігу речовин в будь-якому біогеохімічному циклі є найважливішою характеристикою. Оцінки такої інтенсивності зробити непросто. Одним із найбільш доступних індексів інтенсивності біологічного кругообігу речовин може служити співвідношення маси підстилки та іншого органічного опаду, який є в будь-якому біомі, та маси опаду, що утворюється за один рік. Чим більше цей індекс, тим, очевидно, нижче інтенсивність біологічного кругообігу. Реальні оцінки показують, що в тундрі значення цього індексу максимальні й, отже, тут мінімальна інтенсивність біогеохімічних циклів. У зоні тайги інтенсивність біологічного кругообігу зростає, а в зоні

широколистих лісів стає ще більшим. Найбільша швидкість кругообігу речовин реєструється в тропічних та субтропічних біомах: саванах та вологих тропічних лісах. В агроєкосистемах біогеохімічний кругообіг йде інтенсивно, але якісні його параметри вже інші.

Живі організми біосфери ініціюють та реалізують велику кількість широкомасштабних фізико-хімічних процесів. Метаболізм живих організмів супроводжується серйозними змінами газового складу атмосфери, з атмосфери вилучаються або, навпаки, надходять до неї кисень, вуглекислий газ, азот, аміак, метан, водяна пара та багато інших речовин. Під впливом накопичення в атмосфері вільного кисню, який є продуктом життєдіяльності зелених рослин, на Землі почали переважати окислювальні процеси, які відіграють важливу роль в абіогенному та біогенному перетвореннях вуглецю, заліза, міді, азоту, фосфору, сірки та багатьох інших елементів. У той же час на планеті збереглися і відновні процеси, які здійснюють анаеробні організми. Результатом цих планетарних процесів є утворення таких суто біогенних покладів, як осадові гірські породи: вапняки, фосфати, силікати, кам'яне вугілля та ін. Всі вони – результат життєдіяльності живих організмів.

Аналізуючи біогеохімічні цикли, В.І.Вернадський виявив концентраційну функцію живої речовини. За рахунок реалізації цієї функції жива речовина вибірково поглинає зі навколишнього середовища хімічні елементи. Якщо наша планета в цілому сформована зі сполук із заліза, нікелю, магнію, сірки, кисню в першу чергу, то за рахунок вибіркового поглинання та концентраційної функції склад біомаси зовсім інший. Вона утворена з вуглецю, водню при порівняно малій участі інших елементів.

Хімічні елементи, що беруть переважну участь у побудові живої речовини та необхідні для його синтезу, отримали назву біогенних. Концентраційна функція тварин та рослин по-різному реалізується щодо різних їхніх видів. Мають свої особливості й окремі біоми. *Д.А.Криволуцький* та *А.Д.Покаржевський* (1986) за характером накопичення хімічних елементів в організмах тварин підрозділяють їх на три групи: **накопичувані** що концентрують певні елементи у своєму тілі, **розсіювані** – які, завдяки міграціям, в основному розсіюють хімічні елементи на терені біому, та

очишувачі – які утримують певні елементи в своєму тілі в меншій мірі, ніж в їжі, що вони використовують, і, таким чином, сприяють очищенню трофічних ланцюгів від даного елементу. Накопичувачами та очишувачами є і рослини.

Принцип циклічності в перетвореннях та переміщенні речовин в біосфері є основоположним. **Збереження циклічності – це умова існування біосфери.** Введення в біосферу однонаправлених процесів, які здійснює людина при конструюванні техносфери та агросфери, виявляється для біосфери згубним та найбільш небезпечним.

Для біосфери характерна висока замкненість біогеохімічних циклів. Втрати речовин у них складають не більш 3–5%. Однак всі біогеохімічні цикли дають деяку кількість «відходів». Такі природні відходи для біосфери не шкідливі. Вони є накопиченням у певній мірі інертних речовин, що акумулюються в атмосфері (за Ю.Одумом, це газовий тип циклу), або тих, що надходять у літосферу у вигляді осадових порід (осадовий тип циклу). Більш того, відходи окремих біогеохімічних циклів є умовою виникнення та підтримки існування багатьох груп живих організмів. Так, біогенне походження має весь кисень атмосфери, що виникає як «відход» фотосинтетичного процесу. За рахунок відходів біогеохімічного циклу вуглецю в земній корі накопичилися великі запаси вуглецевміщуючих геологічних покладів: кам'яного вугілля, нафти, вапняків. Загальна кількість їх сягає 10^{16} – 10^{17} тонн.

Біогеохімічні цикли еволюціонують разом з еволюцією біосфери. Реалізація окремих біогеохімічних циклів та накопичення відходів є основою виникнення біогеохімічних циклів нового типу або ускладнення вже існуючих. Так, накопичення в атмосфері вільного кисню створило передумову виникнення великої групи організмів, які використовують вільний кисень для дихання. Процеси хімічного біогенного окислення стали складовою частиною біогеохімічних циклів.

Біосфера є відкритою термодинамічною системою. Енергію вона отримує від Сонця і з надр Землі (теплова енергія радіоактивного розпаду речовин у земній корі і ядрі планети). В біосфері отримана ззовні енергія трансформується і розсіюється, підпорядковуючись двом фундаментальним законам *термодинаміки*. *Перший закон термодинаміки* – це закон збереження

енергії (енергія не може ні з'явитися, ні зникнути, вона лише трансформується з однієї форми в іншу). Другий *закон термодинаміки* вивчає напрям якісних змін енергії в процесі її трансформації з однієї форми в іншу (закон описує співвідношення корисної та марної роботи під час трансформацій форм енергії). За другим законом термодинаміки, будь-яка робота супроводжується трансформацією високоякісної енергії в енергію нижчої та найнижчої якості теплоту – й призводить до зростання ентропії (кількості енергії найнижчої якості, непридатної до корисної роботи, тобто розсіювання енергії); **ентропія екосистеми** – міра неупорядкованості екосистеми, міра кількості енергії, недосяжної для використання; максимальна ентропія характерна для деградованих екосистем, або таких, то перебувають на стадії вимирання.

Вважають, що еволюція біосфери відбувалась у напрямі зменшення ентропії. Чим довшими є ланцюги живлення, тим вони енергетично досконаліші. Саме завдяки ланцюгам живлення в біосфері постійно відбувається не лише колообіг води, постійний обмін енергії, а й колообіг речовин, які живі організми використовують на побудову і підтримання життєдіяльності своїх тіл та забезпечення процесів розмноження. Всього відомо близько 90 хімічних елементів, необхідних біоті. Хімічні елементи, які зазвичай використовуються у великих кількостях (не менш як 0,1% загальної маси організму) – *це макроеlementи* (біогенні елементи): C, H, N, O, Na, P, S, K, Mg, Ca. Вони вибираються організмами з довкілля, поглинаються, концентруються в клітинах. Елементи, потрібні організмам у менших кількостях (до 0,1%), називають *мікроеlementами*: Cu, Mo, Zn, B, I, Si та ін. Органогени – вуглець, кисень, водень, азот, фосфор, сірка та ще близько 30 елементів, які необхідні для побудови простої клітини, безперервно перетворюються на органічні речовини (ліпіди, цукри і амінокислоти) або споживаються у вигляді неорганічних йонів автотрофними рослинами, а потім мікроорганізмами–деструкторами. Останні розкладають виділення, рослинні рештки та трупи на розчинні мінеральні елементи або газоподібні речовини (NH_3 , H_2S , CH_4 та ін.). Утворені неорганічні сполуки повертаються в ґрунт, воду та атмосферу і знову використовуються іншими організмами (постійний колообіг речовин). Таким чином здійснюється безперервна циркуляція біогенних елементів. Вони

розчиняються в континентальних поверхневих водах, виносяться в моря та потрапляють в атмосферу.

Між ґрунтом, водою та атмосферним повітрям відбувається постійний газообмін. Таким чином здійснюється великий геологічний колообіг між океанами і континентами в межах усієї планети, відповідно до *закону біогенної міграції атомів*, який сформулював В. І. Вернадський: „Міграція хімічних елементів на земній поверхні та в біосфері загалом здійснюється під переважаючим впливом живої речовини, організмів. Так відбувалося і в геологічному минулому, мільйони років тому, так відбувається і в сучасних умовах” або «Міграція хімічних елементів на земній поверхні та в біосфері в цілому здійснюється або за безпосередньою участю живої речовини (біогенна міграція), або відбувається в середовищі, геохімічні особливості якого (O_2 , CO_2 , H_2O і т. д.) зумовлені живою речовиною, як тією, що в наш час населяє біосферу, так і тією, яка діяла на Землі протягом всієї геологічної історії».

Різні стадії біогеохімічного колообігу відбуваються всередині екосистем між автотрофами й гетеротрофами. На шляху між останніми елементи потрапляють до так званого резервного фонду. *Резервний фонд* – це велика маса в основному не пов'язаної з організмами речовини, яка повільно рухається. На відміну від резервного, обмінний фонд являє собою швидкий обмін речовиною між організмами та її безпосереднім оточенням.

Розрізняють три основних типи біогеохімічних колообігів: 1) колообіг газоподібних речовин з резервним фондом в атмосфері або гідросфері; 2) осадовий цикл з резервним фондом у земній корі та 3) колообіг води. Резервний фонд в атмосфері й гідросфері більш доступний. Тому біогеохімічні колообіги, які пов'язані з цим фондом, стійкіші. Осадові цикли, в яких бере участь фосфор і залізо, менш стабільні. На них більше впливають різні місцеві зміни. Це пояснюється тим, що основна маса речовини знаходиться в малоактивному і малорухомому резервному фонді земної кори. Тому якщо надходження речовин з обмінного фонду в резервний здійснюється швидше, ніж їх вихід, то частина речовини вилучається з колообігу. Завдяки наявності в атмосфері та гідросфері резервного фонду вуглецю, азоту, кисню, сірки колообіги можуть швидко

саморегулюватися. Існування біогеохімічних циклів сприяє саморегуляції всієї екосистеми та надає їй більшої стійкості.

Жива речовина, завдяки якій відбувається біологічний колообіг речовин в екосистемах, характеризується високою активністю (швидким колообігом). Уся жива речовина біосфери оновлюється в середньому впродовж восьми років. Фітомаса суші поновлюється приблизно за 14 років, біомаса Світового океану за 33 доби, а його фітомаса – щодня.

3. Колообіг води

Вода належить до основних речовин, необхідних для життя та найпоширеніших у біосфері. В організмі людини вода становить до 73% маси тіла, грибів – 80, а деяких медуз – 98 %. Вода в трьох агрегатних станах (рідка вода, газоподібна водяна пара і твердий лід) присутня в усіх трьох складових біосфери: атмосфері, гідросфері та літосфері. Основну роль у біогеохімічному колообігу відіграє атмосферна вода – переважно у вигляді водяної пари. Розподілена вона в атмосфері дуже нерівномірно і її розподіл залежить від географічної широти.

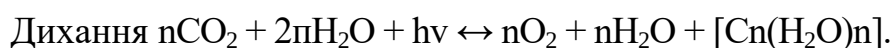
Під дією сонячної радіації вода випаровується з поверхні Світового океану і піднімається в атмосферу. Вологе повітря піднімається вгору, де водяна пара конденсується і утворює хмари. Завдяки охолодженню хмар вода у вигляді опадів – дощу, снігу та граду або у вигляді роси, після конденсації вологи на холодній поверхні, повертається на сушу чи в океан. В океан випадає близько 80 % загальної кількості опадів. Отже, переважно колообіг води здійснюється між атмосферою та океаном. На суші вода фільтрується в ґрунт, випаровується в атмосферу та поповнює річковий стік. Вода, що потрапила в ґрунт, використовується для живлення рослин, у процесі інфільтрації надходить у водоносні горизонти та підземні ріки. З поверхні суші та зелених рослин вода виділяється в атмосферу. Коренева система рослин також сприяє надходженню ґрунтової води в атмосферу. Завдяки транспірації рослинного покриву випаровується значна кількість води. Так, культура, яка продукує 20 т біомаси з одного гектара, поглинає близько 2000 т води. На фотоліз молекули води при асиміляції її хлорофілом витрачається близько 0,15 % загальної маси

води, яку поглинає рослина. Рослини виділяють води тим більше, чим краще вони забезпечуються нею. Гектар лісу випаровує від 20 до 50 т води за добу. Сумарне випаровування води рослинами та з поверхні ґрунту відіграє головну роль у колообігу води на суходолі. Водяний стік на суші поповнює її втрати внаслідок випаровування та просочування. Поверхневий стік і води підземних горизонтів забезпечують у кінцевому підсумку повернення води в гідросферу. Упродовж 2 млн років уся вода гідросфери знає фотолізу та повторного синтезу живими організмами.

4. Колообіг вуглецю

У колообігу вуглецю вирішальне значення відіграють CO і CO₂. Це найінтенсивніший з усіх біогеохімічних циклів. Вуглець активно циркулює між неорганічним середовищем та живими організмами ланцюгами живлення. У природі він існує у вигляді карбонатів біогенного походження і переважно у вигляді оксиду карбону (IV) (викопні вуглеводні, нафта, вугілля та ін. не беруть участі в природному колообігу). Використовуючи вуглекислий газ, що міститься в атмосфері, автотрофні рослини, суходолу здійснюють первинне продукування біомаси. За деякими оцінками її величина становить приблизно 104 млрд т сухої маси на рік. Існують два резервних фонди вуглецю: газоподібного в атмосфері та розчиненого у водах Світового океану. Кількість оксиду карбону (IV) в океані у 50 разів більша від загального його вмісту в атмосфері. В континентальних водах вміст карбонатної кислоти незначний.

Циркуляція вуглецю в біосфері здійснюється завдяки фотосинтезу і диханню. Процеси фотосинтезу та дихання можна подати такою схемою:



Фотосинтез, де $h\nu$ – енергія фотона сонячного випромінювання з довжиною хвилі 0,65–0,70 мкм, що поглинається хлорофілом.

Живі організми (автотрофи й гетеротрофи) споживають енергію для здійснення хімічної та осмотичної, електричної (нервові клітини) та механічної (рух тварин) роботи, яка необхідна для їхнього росту, життєдіяльності та відтворення. Процес дихання є протилежним фотосинтезу, в результаті якого споживається кисень і виділяється вуглекислий газ. Цей процес характерний не

тільки автотрофам і гетеротрофам. У кожній екосистемі органічна речовина споживається не тільки в ланцюгах живлення хижаків. Рослинні рештки, змертвілі рослини, виділення і трупи, що складають органічну субстанцію, в аеробних умовах окиснюються до повної мінералізації численними сапрофітами та ґрунтовими бактеріями. Розкладання органічних решток може відбуватися ще й шляхом ферментації в анаеробних умовах з виділенням вуглекислого газу.

Повний колообіг атмосферного вуглекислого газу відбувається дуже швидко. Його повне відновлення відбувається впродовж 300 років. Загальна маса вуглецю в біосфері становить $200 \cdot 10^{14}$ т і в тисячу разів перевищує кількість вуглецю, який циркулює між живими організмами, атмосферою, гідросферою та ґрунтами літосфери.

У ґрунті дуже часто вуглецевий цикл гальмується. Органічні речовини мінералізуються частково, трансформуючись у складний комплекс органічних кислот, які утворюють так званий гумус. Останній разом з глиною утворює вбирний комплекс ґрунту, який відіграє вирішальну роль у затриманні та циркуляції мінеральних солей – поживних речовин для рослин.

За будь-яких умов органічна речовина повністю не мінералізується аеробним шляхом і тому накопичується в осадових породах. У результаті відбувається блокування колообігу вуглецю. Величезні поклади вугілля, нафти та інших вуглеводневих копалин і вапняків у водному середовищі є результатом блокування циклу вуглецю в далекому минулому. Незважаючи на значні розміри запасів цих копалин, у масштабах біосфери вони надзвичайно малі. До недавнього часу (до появи сучасного промислово розвиненого суспільства) колообіг вуглецю в біосфері був бездоганим.

Більша частина біомаси розкладалася під час дихання живих організмів. Виділюваний вуглекислий газ повністю компенсовував кількість вуглекислого газу, що поглинався з атмосфери в процесах фотосинтезу. Останнім часом, коли людина почала використовувати запаси викопних вуглеводнів, спостерігається збільшення вмісту вуглекислого газу в атмосфері.

5. Колообіг кисню

Кисень є найпоширенішим елементом у біосфері і головною складовою живої речовини. В тілі людини міститься 62,8% кисню і 19,4% вуглецю. Колообіг кисню ускладнюється через його здатність утворювати численні хімічні сполуки. В результаті виникає багато епіциклів між атмосферою, літосферою та гідросферою.

Атмосферний кисень і кисень, що міститься в численних поверхневих мінералах (залізні руди, осадові кальцити), мають біогенне походження. Спочатку в атмосфері Землі кисню не було. Його почали виробляти автотрофи. Фотосинтезуючі організми сприяли осадженню оксиду феруму в гідросфері, щоб позбавитися від кисню, який був побічним продуктом і токсичним відходом.

Формування в атмосфері озонового екрана, здатного затримувати сонячну радіацію, відбулося за вмісту кисню в атмосфері, що становив 1 % сучасного. Це сприяло інтенсивному розвитку автотрофних еукаріотів у верхніх горизонтах води, інтенсифікувало фотосинтез і відповідно утворення кисню. Колообіг кисню відбувається в основному між атмосферою і живими організмами. Частково кисень утворюється шляхом дисоціації озону під дією сонячної радіації у верхніх шарах атмосфери. Процес продукування та виділення кисню в процесі фотосинтезу протилежний процесу його споживання гетеротрофами під час дихання. Він супроводжується руйнуванням органічних молекул, взаємодією кисню з воднем, який відщеплюється від субстрату, і утворенням води.

Для повного відновлення всього атмосферного кисню потрібно 2 000 років. Якщо не враховувати антропогенної діяльності, в наш час процес фотосинтезу й дихання зрівноважені. Тому накопичення кисню в атмосфері не відбувається і його вміст залишається сталим. Кисень, фіксований літосферою у вигляді

алюмосилікатів, кремнезему, карбонатів, сульфатів, оксидів феруму тощо, становить $590 \cdot 10^{14}$ т. У біосфері циркулює $39 \cdot 10^M$ т O_2 у вигляді газу чи сульфатів, розчинених в океанічних і континентальних водах.

6. Колообіг азоту

Основна частина азоту міститься в атмосфері. Колообіг азоту є одним з найскладніших. Величезна кількість живих організмів забезпечує швидку циркуляцію азоту в різних екосистемах. Азот разом з вуглецем бере участь в утворенні протеїнових речовин. Газоподібний азот безперервно надходить в атмосферу завдяки діяльності денітрифікуючих бактерій. Бактерії–фіксатори разом з ціанофітами (синьозелені водорості) постійно поглинають його, перетворюючи на нітрати. Утворення нітратів неорганічним шляхом постійно відбувається в атмосфері в результаті електричних розрядів під час грози. Проте цей процес відіграє другорядну роль порівняно з діяльністю нітрифікуючих мікроорганізмів, головним чином аеробних, анаеробних та автотрофних бактерій.

Найактивнішими споживачами азоту є симбіотичні бактерії бобових. Рослини постачають бактеріям вуглеводи, а вони рослинам – органічний азот, який синтезують з газоподібного азоту атмосфери. Азотфіксуючі бактерії збагачують на азот не лише наземну частину бобових рослин, а й ґрунт. Як каталізатор для синтезу азоту ці бактерії використовують молібден. Встановлено, що середнє надходження нітритного азоту абіотичного походження осадженням з атмосфери в ґрунт не перевищує 10 кг/(рік • га), вільні бактерії синтезують 25, тоді як симбіоз з бобовими продукує його в середньому 200 кг/(рік • га).

У водному середовищі також існують різні види нітрифікуючих бактерій. Проте головна роль у фіксації атмосферного азоту належить численним видам фотосинтезуючих синьозелених водоростей. Нітритний азот, який виробляють численні наземні й водяні організми, поглинається рослинами і надходить у листя. Там він відновлюється до амонію. За наявності карбонових кислот амоній трансформується в азот амінів, а потім протеїнів.

Колообіг азоту відбувається також за участю деструкторів. Цей елемент міститься в біомасі і безперервно надходить у середовище в складі органічного детриту, виділень і трупів. Протеїни та інші форми органічного азоту, що

містяться у відходах, зазнають дії біоредуруючих мікроорганізмів (грибів, гетеротрофних бактерій і актиноміцетів). При цьому органічний азот перетворюється на аміак. Частина аміачного азоту може безпосередньо надходити в корені рослин і знову перетворюватися на азот протеїнів або використовуватися нітрифікуючими бактеріями.

Денітрифікація, що відбувається в ґрунтах, призводить до зменшення нітратів. Деякі бактерії, наприклад *Pseudomonas*, здатні розкласти йон NO_3^- до N_2 , який повертається в атмосферу. Процес денітрифікації відбувається в анаеробних умовах. Здебільшого процес денітрифікації завершується на стадії утворення нітритів або аміаку.

Азот може надходити в атмосферу від діючих вулканів, які компенсують втрати азоту, виключеного з колообігу внаслідок осадження його на дно океанів.

Біогеохімічні осадові колообіги характеризують усі інші біогенні елементи. Розглянемо як приклад тільки колообіги фосфору й сірки. Ці елементи мають велике значення для обміну речовин. Сірка відіграє особливу роль у побудові протеїнових структур, а фосфор – нуклеїнових кислот.

7. Колообіг фосфору

Фосфор належить до одного з основних елементів живої речовини його запаси повністю зосереджені в літосфері. Основними джерелами органічного фосфору є вивержені та осадові породи (апатити, фосфорити). Неорганічний фосфор у земній корі розчиняється континентально водою і поглинається рослинами суходолу. Таким чином він залучається до трофічних ланцюгів. Потім органічні фосфати разом з трупами, виділеннями та відходами живих речовин повертаються в землю. Тут вони зазнають дії мікроорганізмів і перетворюються на мінеральні ортофосфати, які споживають зелені рослини та інші автотрофи.

У водні екосистеми фосфор постачають ріки. Останні безперервно збагачують океани фосфатами, які використовуються фітопланктоном та іншими

живими організмами. Повернення мінеральних фосфатів у воду відбувається за допомогою біовідновників.

У природі фосфор трапляється в розчинних і нерозчинних формах: органічні фосфати біомаси, які перетворюються на органічні фосфати переважно з мертвої неорганічної речовини, а потім на розчинні органічні фосфати. Останні трансформуються в розчинні мінеральні фосфати, які знову повертаються в біомасу у вигляді органічних фосфатів. Фосфорний цикл у природі повністю не замикається. Якщо в наземних екосистемах колообіг фосфору здійснюється в умовах, наближених до оптимальних, з мінімальними втратами на виловлення, то в океані відбувається безперервне осадження збагачених фосфатами органічних речовин. Фосфати, що відклалися на великих морських глибинах, виключаються з біосфери і більше не беруть участі в колообігах. Однак поступово за допомогою геологічних процесів фосфорні осади підіймаються на поверхню і знову залучаються до колообігів, тривалість яких вимірюється десятками й сотнями мільйонів років. Фосфор виноситься на суходіл з виловленою рибою та птахами, що живляться рибою. Проте кількість фосфору, яка щороку надходить на сушу за рахунок рибальства, незначна і не перевищує 60 000 т. Ця кількість значно менша за ту, що надходить внаслідок змивання мінеральних добрив, які вносять в агроєкосистеми. Таким чином, у природних умовах повернення фосфору з океанів не здатне компенсувати втрати цього елемента на осадження. Людина прискорює цю тенденцію, постійно збільшуючи використання мінеральних фосфорних добрив.

7. Колообіг сірки

У природі сірка трапляється у вигляді водних розчинів неорганічних сполук (переважно сульфатів), газоподібних речовин (H_2S і SO_2) та різних осадів. Колообіг сірки відбувається головним чином за рахунок осадового механізму в

грунті й воді. Основне джерело сірки, доступної для живих організмів, це сульфати завдяки їх добрій розчинності у воді. Рослини поглинають їх, відновлюють і перетворюють на сірковмісні амінокислоти (цистин, метіонін, цистеїн).

Чорний намул, який трапляється на дні багатьох морів (наприклад, Чорного), озер та інших прісноводних водойм, багатий на організми, що розкладають сірковмісні речовини в анаеробних умовах. Деякі різновиди бактерій можуть відновлювати гідрогенсульфід до елементного сульфуру. Існують також хемосинтезуючі бактерії, що знову окиснюють сірководень до сульфатів, які використовують автотрофні продуценти. Ці бактерії здатні виробляти клітинну енергію без доступу світла за рахунок окиснення неорганічних сульфатів. Остання фаза колообігу сірки є осадовою. Вона полягає в осадженні сірки залізом в анаеробних умовах:



Таким чином відбувається повільне і поступове накопичення сірки в глибоко розташованих осадових породах. Ці породи в біосфері містять основні запаси сірки, яка трапляється переважно у вигляді піритів і сульфатів (гіпс). В атмосферу сірка може надходити також у результаті вулканічної діяльності.

8. Вплив антропогенного фактора на кругообіг

Згідно з геологічними уявленнями, людина існує надзвичайно короткий час (усього 0,0001 % від тривалості існування біосфери). Проте за цей короткий проміжок часу кругообіг речовин в біосфері змінився радикально. На сьогодні, як зазначалося, людина є найважливішим геологічним фактором. В. Вернадський підрахував, що в античні часи люди використовували лише 18 хімічних елементів, у XVIII ст. – 29, у XIX – 62. Нині використовуються всі 89 елементів, що є в земній корі, крім того, одержано ще й такі, яких у природі немає зовсім, наприклад, плутоній, технецій тощо.

Людина небувало прискорила кругообіг деяких речовин. Родовища заліза, міді, цинку, свинцю й багатьох інших елементів, які природа накопичувала протягом мільйонів років, швидко вичерпуються. Подекуди, навпаки, відбу-

вається концентрація елементів у таких пропорціях, яких не було в природі (наприклад, на великому заводі, де сконцентровані залізо, мідь, алюміній, органічні сполуки тощо).

Людина дуже швидкими темпами використовує сонячну енергію «минулих біосфер», накопичену у вугіллі, нафті, природному газі, вона вивільняє енергію, що міститься в урані. Все це сприяє збільшенню неврівноваженості біосфери. Людина не лише прискорює біологічний кругообіг, а й залучає до нього ті елементи, які були з нього давно вилучені.

Займаючись меліорацією, створюючи водосховища, дістаючи воду з глибинних водоносних горизонтів, людина втручається в кругообіг води в природі. В цілому в біосфері під впливом діяльності людини дедалі швидше знижується ентропія за рахунок збільшення ентропії земної кори (спалювання горючих корисних копалин, розсіювання металічних корисних копалин тощо). І це явище впливає з самого характеру діяльності людини. Ми, звичайно, повинні якомога менше змінювати природні процеси, зокрема впроваджувати безвідхідні виробництва або якісно нові виробничі цикли, але нам і в ідеальному випадку не вдасться позбавитися, скажімо, відходів тепла, бо це суперечить началу термодинаміки.

Отже, природу Землі неможливо повернути до того стану, в якому вона перебувала до початку розвитку людини. Дедалі більше «диких» ландшафтів планети замінюються штучно створеними людиною, первісна природа поступається вторинній. На сучасному етапі завдання полягає не в тому, щоб «залишити все, як воно було» – це неможливо, а в тому, щоб діяти продумано, науково обґрунтовано, з максимальною обережністю, «відрізати» після того, як «відміряно» не сім разів, а тисячу разів по сім. Нам слід чітко уявити, що ми намагаємося побудувати для себе та своїх нащадків, бо нічого з того, що робиться й буде зроблено з живою природою, виправити неможливо.

Тема 14

БІОЦЕНОЗИ

1. Біоценоз. Критерії виділення біоценозів. Закон розвитку системи за рахунок довкілля.
2. Взаємовідносини організмів у біоценозах. Форми зв'язків в біоценозах. Правило взаємопристосованості (К. Мебіуса – Г. Морозова).
3. Види біоценозів.

1. Біоценоз. Критерії виділення біоценозів. Закон розвитку системи за рахунок довкілля

***Біоценоз** – це сукупність рослин, тварин і мікроорганізмів, які заселяють дану ділянку суші або водоймища і характеризуються певними стосунками між собою і пристосованістю до оточуючого середовища.*

Термін «біоценоз» був запропонований у 1877 році німецьким вченим К. Мьобіусом на підставі вивчення устричних мілин. К. Мьобіус включав до біоценозу всі рослини і тварини, які мешкають на мілинах. Він вважав, що організми, які входять до складу біоценозу, повинні розмножуватися в його межах. У сучасній екології це не вважається за необхідне. Рослини справді розмножуються завжди в своєму біоценозі, але тварини для розмноження можуть перекочовувати в інші місця.

В англomовній літературі як синонім терміну біоценоз часто використовують термін «угруповання». У сучасній екології біоценозом (угрупованням) називають групу організмів різних видів, що співіснують на одній і тій же ділянці території та взаємодіють між собою за рахунок трофічних або просторових зв'язків.

Отже, під біоценозом розуміють стійку систему сумісно існуючої біоти (автотрофних і гетеротрофних організмів). Таким чином, біоценоз – це конкретна спільність живих організмів на певному просторі суші або акваторії. Цей простір з конкретними умовами місцезростання і є ***біотопом***.

Серед структур біоценозу звичайно виділяють три їх види:

а) видову, що розкриває видове різноманіття живих організмів;

б) трофічну, що демонструє характер харчових взаємин між організмами біоценозу;

в) просторову, що показує територіальне розміщення рослин, тварин та мікрорганізмів.

Р.Дажо, аналізуючи підходи К.Мобіуса до визначення біоценозу, зробив такі зауваження. По–перше, Мобіус відносить до біоценозу всю масу тварин і рослин, які присутні в банці з устрицями, включаючи макроскопічні та мікроскопічні форми, що є, підкреслює автор, цілком логічним. Однак у практиці вивчення всіх компонентів є просто неможливим, найчастіше вивчають якусь певну групу видів, котрі є характерним віддзеркаленням впливу на це угруповання умов місцезростання.

По–друге, види, які утворюють біоценоз, пов'язані один з одним взаємозалежністю. Це відрізняє біоценоз від скупчення (взаємної залежності немає, наприклад, пташиний базар) і від згуртування (де існує інтератракція – взаємопритягування: наприклад, зграя вовків). Взаємозалежність компонентів біоценозу є такою, що зміни, які стосуються тільки одного виду, можуть відбитися на усьому біоценозі і навіть зумовити його розпад. Це не тільки паразитизм, коменсалізм, симбіоз і навіть хижацтво, але й більш складні взаємовідносини, що зачіпають значно більше форм і відбуваються на віддалі.

По–третє, біоценоз перебуває в безпосередній залежності від комплексу факторів зовнішнього середовища, тоді як згуртування являє собою закриту систему, відносно незалежну від оточуючого середовища (наприклад, коливання температури у вулику є незначним завдяки інтенсивній роботі крилець бджіл, які перетворюють механічну енергію в теплову). Існування ж скупчення залежить лише від одного фактора середовища, яким є його центр (водне плесо).

По–четверте, не можна погодитися з визначенням біоценозу як угруповання, що перебуває в стабільній рівновазі та стійкості в часі. Про стабільність організму можна судити, виходячи лише з масштабів людського

життя. Якщо ж тривалість біоценозів оцінюють за геологічною часовою шкалою, то зникнення біоценозів буде залежати від багатьох факторів, зокрема циклічності клімату. Виділяють біоценози стійкі, тривалість яких сягає сотень років (буковий ліс), і циклічні (гриби, комахи в стовбурі дерева). Слід вважати застарілим уявлення Мьобіуса про біоценоз як місце розмноження особин, оскільки такий біоценоз функціонував у специфічному морському середовищі. Р.Дажо вважає синонімом біоценозу такі терміни, як *асоціація*, *угруповання*.

З екологічної точки зору критеріями виділення біоценозів і (біогеоценозів) є видовий склад флори і фауни, часова тривалість системи та просторових меж. Угруповання можна назвати біоценозом лише тоді, коли воно відповідає таким критеріям (Trojan, 1978):

1. *Має характерний видовий склад.* Існує дві характерні групи видів: а) *домінантні* види, які творять зовнішній вигляд біоценозу (очеретовий, сосновий, ковиловий, сфагновий, вересковий), причому кожен з них має свою особливу, неповторну зовнішність; б) *субдомінантні* види, які хоч і не виділяються так виразно, як перша група, але завдяки вузьким стенотипам, як правило, віддзеркалюють своєю присутністю умови місцезростання. Характерні види вказують на ці специфічні умови середовища, хоча часто не є видами-домінантами. Наприклад, коли ми згадуємо про барвінок, то бачимо діброву, в якій домінує дуб.

2. *Має необхідний набір видів.* Біоценоз є системою, в межах якої реалізується обіг матерії й енергії, який здійснюється між компонентами біоценозу і середовища. Тому біоценозом може називатися лише така система, яка містить усі елементи, необхідні для реалізації обігу матерії. Першочерговим джерелом такого обігу є автотрофи, або продуценти. До другої групи належать гетеротрофи, які живляться продуктивною рослинами чи тваринами органічною матерією (рослиноїди, хижаки і паразити) Третю групу становлять деструктори – мікроорганізми, які перетворюють органічні зв'язки в неорганічні. Всі групи

організмів забезпечують те що ми називаємо *повночленністю* біоценозу. Відсутність окремих членів у тій чи іншій системі не дає права називати її

біоценозом а лише частиною біоценозу, або ж *неповночленим* біоценозом. Без такого поєднання організмів із різним типом харчування (живлення) будь-який біоценоз виявився б нестійким ефемерним утворенням.

Видове різноманіття характеризується індексом різноманіття і визначається відношенням кількості видів до біомаси або продуктивності на одиницю площі.

Кількісне співвідношення видів може бути різним: 96:1:1:1:1 або 20:20:20:20:20.

3. *Характеризується певною тривалістю в часі.* Біоценоз з його видовим складом є системою стійкою і довговічною, однак його мешканці мають різну тривалість життя. Наприклад, у мікробів вона триває хвилини, в дрібних безхребетних – дні, в крупних – роки, а лісові дерева живуть сотні років. Окремі біоценози тропічних лісів вирізняються геологічною історією, тоді як на місцях згарищ чи, евтрофних озер розвиваються цілком юні біоценози.

4. *Має свою територію і межі.* Простір, на якому функціонує окремий біоценоз, вирізняється однорідністю й особливістю умов біотопу. Малі біоценози можуть існувати на кількох метрах квадратних (джерело з його особливим тваринним і рослинним світом), тоді як діброви українського Чорного лісу, наприклад, простяглися на сотні квадратних кілометрів зі сходу до заходу. Головним у визначенні межі біоценозу є повночленність і реалізація обігу матерії.

Виділити межі між двома біоценозами нескладно, якщо їх абіотичні та біотичні чинники помітно відрізняються (озеро і лука, ліс і поле, болото і лука річної заплави). Однак і в межах цих біоценозів, якщо уважніше їх дослідити, можна побачити дрібніші повночленні утворення. Найчастіше межі біоценозу визначаються з урахуванням характерних життєвих форм (дерева, чагарники, лісові, лучні чи степові трави), тобто членуванням фітоценозу. Фітоценози вивчає молода наука *фітоценологія*, а зооценози – *зоосоціологія*. Складність у вивченні біоценозів полягає в тому, що тваринні організми можуть мігрувати у сусідні фітоценози і тому не можна стверджувати, що певному рослинному

угрупованню обов'язково відповідає якесь одне угруповання тварин. Одне рослинне угруповання може служити кормовою базою для кількох видів консументів, і навпаки, один вид тварин може годуватися в декількох різнотипних рослинних угрупованнях. Тому вивчення біоценозів вимагає глибоких досліджень не лише флори і фауни, але і функціонування окремих чинників біоценотичної системи.

Закон розвитку системи за рахунок довкілля: будь-яка система може розвиватися лише за рахунок матеріально-енергетичних та інформаційних можливостей навколишнього середовища, абсолютно ізольований саморозвиток неможливий.

2. Взаємовідносини організмів у біоценозах. Форми зв'язків в біоценозах. Правило взаємоприспосованості (К. Мебіуса – Г. Морозова)

Цілісність біоценозів зумовлюється дією ряду механізмів, але головними серед них вважаються два.

Перший із них полягає в тому, що добір видів в біоценоз будь-якої екосистеми йде на основі спільності їхніх екологічних вимог щодо середовища. Природно, що на перезволожених ґрунтах будуть оселяватися вологолюбиві рослини та тварини, та на південних відкритих схилах основу біоценозів будуть складати ксерофітні рослини та теплолюбні тварини. Ресурси та умови існування в цьому випадку виступають як механізм добору видів до біоценозу.

Другий механізм біоценозу зовсім інший за своєю природою. Він полягає в наявності коадаптацій рослин та тварин щодо спільного життя. Співмешкання видів в одному ценозі є результатом того, що один вид потрібен іншому так, що без нього він не може існувати.

Приклади такої взаємної прив'язаності організмів один до одного численні, фітофаги не можуть існувати без відповідних кормових рослин, рослини, запилювані комахами, не можуть розмножуватися в екосистемі, де немає потрібних для їх запилення комах.

Обидва механізми біоценогенезу працюють одночасно та паралельно, це веде до того що в кінцевому результаті в кожному біоценозі набір видів рослин та тварин не випадковий а закономірний. Ще К.Мьобіус підкреслював, що будь-який біценоз є стійким угрупованням, яке повторюється в часі та просторі. Стосовно цього для кожного біценозу характерний свій тип біопродукційного процесу та певний запас бімаси.

Форми зв'язків між організмами в біоценозах досить різноманітні. В.М.Беклемішев (1951) вважав основними ценозоутворюючими зв'язками такі:

1. *Топічні зв'язки*, які виникають за рахунок того, що один організм змінює середовище в бік, сприятливий для інших організмів. Наприклад, сфагнові мохи підкислюють ґрунтовий розчин і створюють сприятливі умови для заселення цих боліт росичкою, журавлиною та іншими рослинами, які характерні для боліт Українського Полісся.

2. *Трофічні зв'язки* – полягають у тому, що особини одного виду використовують інший вид, продукти його життєдіяльності або мертві залишки як джерело їжі. Наприклад, тільки на основі трофічних зв'язків лелеки належать до складу водноболотних ценозів, а лосі населяють в основному осикові ліси.

3. *Фабричні зв'язки* – зв'язки, при яких особини одного виду використовують особини іншого виду чи їхні частини тіла для побудови необхідних їм гнізд або схованок. Такий, наприклад, характер зв'язку лісових птахів з лісовими ценозами, що надають їм дупла або гілки для спорудження гнізд.

4. *Форичні зв'язки* – зв'язки, що забезпечують перенесення особин одного виду особинами іншого виду. Розселення та проростання багатьох рослин з соковитими плодами залежить від присутності тварин, які забезпечують перенесення їхнього насіння.

Правило взаємоприспосованості (К. Мебіуса – Г. Морозова) усі види в біоценозі пристосовані один до одного настільки, що їх співтовариство становить єдине і взаємно визнане несистемне ціле.

3. Види біоценозів

Біоценози є закономірними формуваннями та характеризуються цілком визначеним видовим складом організмів. Залежно від систематичної належності організмів біоценози розділяються на:

- а) фітоценози, що утворені рослинами;
- б) зооценози, що являють собою сукупність усіх тварин екосистеми;
- в) мікробіоценози, що сформовані мікроорганізмами, які населяють підземну частину екосистеми.

Враховуючи, що більшість біомаси припадає на рослинність, основні класифікаційні підходи базуються якраз на цьому елементі біоценозу. Термін біоценоз використовується безвідносно до величини угруповання: *наземний*, *прісноводний* чи *морський*. Виділяють за величиною три рівні угруповань: біоми, асоціації та синузії.

Біоми, або ж рослинні формації чи комплекси, являють собою однорідні угруповання, які не залежать від складу рослинності. Вони займають значний простір і регулюються макрокліматом (африканська савана з акаціями, баобабами, населена крупними трав'їдними жирафами, антилопами, зебрами; діброви Лісостепу і букові ліси Карпат з їх багатою характерною фауною тощо).

Асоціація. Біоми неоднорідні за своїм складом і в них завжди можна виділити локальні, добре окреслені угруповання видів. Це і є асоціації, тобто біоценози в певному розумінні цього слова. Буковий ліс з його флорою і фауною становить біоценоз. Біоценози – це і лісосмуги, і плодово–ягідні сади, і заплавні луки з їх розмаїттям тваринного світу, і плантації зернових і просапних культур.

Синузії – це мікроасоціації. Біогрупа берези з кількох дерев у буковому лісі, поверхня скелі з мохами і лишайниками, зарості днища закинутого кар'єру – *це мікроасоціації*, які є ареною життя рослинних і тваринних організмів.

У геоботаніці (фітоценології) до більш дрібних одиниць, ніж синузія, належить *ярус* (горизонт), який вирізняється вертикальним поширенням. У лісі виділяють деревний, чагарниковий і трав'яний яруси.

Сукупність організмів, що займають обмежене місцезростання і не поділяються на яруси та горизонти, називають *консорціями* (стовбур дерева з його фауною і флорою, потік з рослинами і тваринами, що його заселяють).

Перехід від одного біоценозу до іншого може бути поступовим. Оінак у всіх випадках існує перехідна зона. Якщо це перехід від одного біому до іншого, то він може мати протяжність декілька десятків кілометрів (такою є перехідна зона між смугою хвойних лісів Канади і північно–американських прерій). Перехід від одної асоціації до іншої може мати всього кілька метрів. Цю перехідну зону називають *екотоном*.

До екотону належить, наприклад, перехід від поля до лісу, вкритий чагарником (узлісся). Фауна екотону як у видовому, так і в чисельному підношенні є багатшою за фауну сусідніх біоценозів, оскільки тут відбувається перемішування видів. У цьому проявляється так званий *крайовий ефект*, або *ефект узлісся*. Його повинні завжди враховувати як екологи, так і лісівники, охороняючи, оберігаючи і збагачуючи узлісся.

Тема 15

ЕКОСИСТЕМИ

1. Поняття про екосистему і біогеоценоз.

1. Поняття про екосистему і біогеоценоз

Екосистеми – основні структурні одиниці біосфери

Екосистеми є основними структурними одиницями, які складають біосферу.

Тому поняття про екосистеми надзвичайно важливе для аналізу усього різноманіття екологічних явищ. Основоположником учення про екосистеми є англійський еколог Д. Тенслі (1946). Вагомий внесок до розробки цього поняття зробили Р.Маргалеф (1974) та Ю.Одум (1971).

Екосистемою називають сукупність організмів, які спільно проживають, та умови їх існування, що знаходяться в закономірному зв'язку одне з одним. ***Р. Дажо*** (1975) писав, що ***«екосистема – біотоп плюс біоценоз»***, тобто ***екосистема – це об'єднання абіотичного середовища та живих організмів, які мешкають у ньому.***

Екосистема – це поняття безрозмірне, вона не має фіксованих меж на території. І стовбур дерева, що впало та гниє, і лісопосадку в цілому можна розглядати як екосистему. Екосистемами є і невеличкий ставок, і Світовий океан. У сучасній екології поняття екосистеми часто є розмитим, оскільки як екосистема можуть розглядатися мурашник або птах, що летить, разом з паразитами на його тілі.

З урахуванням загальної невизначеності поняття «екосистема» В.І.Василевич (1983) вважав доцільним виділяти елементарні екосистеми. Елементарна екосистема повинна включати в себе організми всіх трофічних рівнів та мати досить замкнений цикл основних елементів. При такому підході елементарні екосистеми виявляються досить великими та складними утвореннями. У природі переважають екосистеми значно менші та простіше побудовані. Виходячи з цих положень, варто погодитися, що біосфера

складається з цілої ієрархії екосистем. Аналіз різних екосистем завжди виявляє їхню взаємозв'язаність за рахунок охоплення суміжних екосистем глобальними біогеохімічними циклами.

Найбільш важливою ознакою екосистем є їхнє формування з живих організмів із різними типами живлення. У природі до екосистем обов'язково входять продуценти, що забезпечують акумулювання сонячної енергії та створення органічної речовини, консументи, що здійснюють її переробку, та редуценти, що утилізують відходи діяльності продуцентів та консументів. Із цих позицій вирощені в теплиці на полицях рослини одного виду не є екосистемою.

Для природних екосистем характерний певний та звичайно специфічний для екосистем даного виду потік енергії та кругообіг речовин. Поряд із своєрідними типами взаємовідносин між організмами вони надають окремим екосистемам самобутності та цілісного характеру. Але на відміну від біосфери в цілому в окремій екосистемі рівень автономності та замкненості біогеохімічних циклів нижчий. Часто сусідні екосистеми так пов'язані між собою потоком енергії та кругообігом речовин, що не здатні до самостійного існування. Важливою властивістю екосистем є їх відкритий характер – вони обмінюються з навколишнім середовищем і енергією, і речовинами. При цьому екосистеми характеризуються саморегуляцією і здатні в певній мірі протистояти зовнішнім впливам та відновлюватися, якщо порушення не зачепило суттєво важливих зв'язків або повністю не знищило їхні компоненти.

Поняття екосистем поширюється і на штучно створювані людиною об'єкти. Екосистемами є сільськогосподарські угіддя, садки, очисні споруди тощо.

Для характеристики екосистем звичайно використовують досить великий набір ознак:

- а) видовий склад живих організмів, типовий для даної екосистеми;
- б) співвідношення в екосистемі організмів із різними типами живлення;
- в) розмір створюваної в екосистемі первинної та вторинної біопродукції;

г) інтенсивність потоку енергії через екосистему та швидкість кругообігу речовин;

д) режим абіотичних умов та ресурсів.

Відповідно до початкового визначення, екосистеми не мають просторової вираженості та пристосованості до конкретної ділянки чи акваторії. У той же час досвід вивчення природних явищ показує, що більшість із них досить чітко окреслені територіально. Це привело до необхідності введення в екологію ще одного важливого поняття – біогеоценозу. За визначенням В.М.Сукачова (1964), *«біогеоценоз – це сукупність на певному просторі земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери, гірської породи, рослинності, тваринного світу, мікроорганізмів, ґрунту, гідрологічних умов), що мають свою особливу специфіку взаємодії цих складових її компонентів та певний тип обміну речовин й енергією їх між собою та іншими явищами природи і така, що представляє собою внутрішньо суперечливу діалектичну єдність, що знаходиться в постійному русі, розвитку»*.

По суті у визначенні В.М.Сукачова є два важливих елементи: перший полягає в тому, що кожен біогеоценоз – це ділянка земної поверхні, та другий, який вказує що біогеоценоз – це система компонентів, що взаємодіють. М.В.Тимофєєв–Ресовський (1971) підкреслював, що –біогеоценози – це ті блоки, з яких складається вся біосфера та в яких протікають матеріально–енергетичні кругообіги, що спричинені життєдіяльністю організмів та в цілому складають великий біосферний кругообіг».

Таким чином, екосистема територіально не визначена, а біогеоценоз завжди є конкретною ділянкою біосфери. Тому деякі спеціалісти вважають, що біосфера складається не з екосистем, а з біогеоценозів. Насправді обидва ці поняття доцільні та доповнюють одне одного. Біогеоценоз – це окремий випадок, один із видів екосистеми, який має чітку територіальну прив'язаність.

Вивченням біогеоценозів займається спеціальна наукова галузь – *біогеоценологія*. Однією з її задач є виділення конкретних біогеоценозів у природі. За В.М.Сукачовим, кордони біогеоценозу визначаються межами

фітоценозу, який складає його ядро. У цьому випадку біогеоценоз стає рівним екосистемі, окресленій за контурами фітоценозу. Але такий підхід ефективний в основному тільки для лісових угруповань. У водоймах, на луках та в деяких інших середовищах важко провести межі фітоценозу. У цьому випадку доводиться спиратися на концепцію екосистем, в якій головним критерієм цілісності природного об'єкту стає наявність взаємодій між компонентами.

Взаємодія компонентів живої матерії – рослин, тварин і мікроорганізмів творить у біогеоценозі цілий блок, який називають біоценозом. У відомій схемі біогеоценозу В.М.Сукачова цей блок складається з трьох елементів: фітоценозу, зооценозу та мікробоценозу. Фітоценоз або ж автотрофний блок біоценозу, продукує первинну продукцію, в основному фіксує світлову енергію, використовує прості неорганічні речовини і творить складні речовини. Зооценоз і мікробоценоз являють собою гетеротрофний блок, який забезпечує утилізацію, перебудову і розклад складних речовин. Абіотичне середовище, з яким взаємодіє біоценоз або його окремі елементи, В.М.Сукачов поділяє на два блоки: едатоп (грунтові умови) та кліматоп (метеорологічні умови). Описана структура біогеоценозу – це не що інше, як екосистема в межах фітоценозу. Такий підхід дає змогу виділяти на поверхні Землі незброєним оком за фізіономічними ознаками біогеоценозі! березового гаю, заплавної луки, сфагнового болота, пшеничного поля чи лісосмуги.

Ю.Одум дещо деталізує структуру екосистеми, виділяючи в ній такі компоненти: 1) неорганічну речовину (C, N, CO₂, H₂O та ін.), яка включається в кругообіг; 2) органічні сполуки (білки, вуглеводи, ліпіди, гумінові речовини тощо), які зв'язують біотичну і абіотичну частини екосистеми; 3) кліматичний режим (температура та інші фізичні фактори); 4) продуценти – автотрофні організми, головним чином зелені рослини, здатні створювати корм з простих неорганічних сполук; 5) макроконсументи, або фаготрофи (від грецьк. *fagos* – той, що пожирає), – гетеротрофні організми, головним чином тварини, які поїдають інші організми або частинки органічної речовини; 6) мікроконсументи, сапрофіти (від грецьк. *sapro* – розкладати), або осмотрофи

(від грецьк. *osmo* – проходити через мембрану) – гетеротрофні організми, переважно бактерії і гриби, які розкладають складові сполуки мертвої протоплазми, поглинають деякі продукти розкладу і вивільнюють неорганічні поживні речовини, придатні для використання продуцентами, а також органічні речовини, здатні служити джерелом енергії, інгібіторами чи стимуляторами для інших біотичних компонентів екосистеми. Перші три групи – неживі абіотичні компоненти, решта ж становить біомасу (живу масу).

Зрозуміло, що структура популяції чи біоценозу є одночасно и структурою біогеоценозу.

Наприклад, біогеоценоз має свою просторову структуру як горизонтальну так і вертикальну. Як перша, так і друга просторові структури значною мірою зумовлені абіотичними факторами, якими біоценологія (синекологія) спеціально не займається. Наявність всередині виділеного фітоценозу окремих парцел (наприклад, у смеречині, березових, верби козячої чи кислиці) свідчить про присутність тут едафічних (западина чи горбочок, родюча чи безплідна ділянка ґрунту) та кліматичних (добре інсольоване вікно галявини) факторів. Едафічний фактор відіграє суттєву роль у формуванні підземної, а кліматичний (інсоляція) –

наземної структур біогеоценозу.

Найкраще репрезентує біогеоценоз його видова і трофічна структури. Наприклад, структура біогеоценозів південної тундри (Данилов, 1980) характеризується такими показниками: рослинні асоціації налічують 315 видів вищих рослин, з яких 100–150 видів трапляються часто, а домінанти представлені 71 видом. Виявлено 65 видів лишайників (16 домінантних) та 84 види мохів (26 домінантних). Судинні представлені 166 видами (35 домінантних). Значне розмаїття флористичного складу пояснюється впливом р. П'ясини.

Значною численністю характеризується видова структура рослинної і безхребетних видів. Порівняно бідний склад трофічних груп птахів (31) і хижих савців (4), гризунів (10).

Одним із плідних результатів розвитку біогеоценології стало уявлення про *біогеоценотичний покрив*, або про *біогеосферу*. Це специфічне планетарне утворення в межах біосфери, в якому зосереджене життя людини, тварин, рослин та мікроорганізмів. Межі біогеоценотичного покриву визначаються на суходолі за верхівками рослин та за максимальною глибиною проникнення коріння в ґрунт, а в місцях без рослинного покриву – за розмірами шару, що насичений живими організмами, на схилах – за товщею шару, що зайнятий лишайниками, водоростями та бактеріями, у водоймах – за межами шару води, що утримує автотрофні рослини.

В екологічній географії в межах біогеоценотичного покриву Землі виділяють ландшафти. Ландшафт – це гетерогенна ділянка земної поверхні, складена із сукупності взаємодіючих екосистем. В один ландшафт їх об'єднує спільність геоморфологічних структур та клімату. Гомогенні елементи ландшафту називаються тесарами (Р.Т.Форман, М.Годрон, 1986).

До складу біогеоценотичного покриву Землі входять усі населені пункти та агломерації. Саме біогеоценотичний покрив став місцем виникнення та розвитку людства, саме він сприймає сучасні антропогенні впливи.

Таким чином, в екології, залежно від підходу, допускається виділення в межах біосфери двох головних типів елементарних природних одиниць – екосистем та біогеоценозів.

Тема 16

СУКЦЕСІЇ (6 год)

1. Загальні поняття про сукцесії.
2. Типи сукцесій.

Будь-які структурні особливості екосистем є результатом їхнього розвитку. Окремим випадком еволюції екосистем є сукцесії. ***Сукцесія – це послідовна зміна біогеоценозів (екосистем) на одній і тій же території під впливом природних факторів або діяльності людини.***

Початковою точкою такого розвитку при розгляді сукцесій зручно вважати такі ділянки, які повністю не зайняті будь-якими живими організмами. Це, наприклад, поля лави, оголення ґрунту після зсуву, свіжі річкові наноси. Угрупування живих організмів, які першими опиняються в таких місцях, називаються *піонерними*. У міру розвитку будь-якого піонерного угруповання, воно рано чи пізно досягає стійкої рівноваги, коли угруповання не може замінюватися іншим угрупованням. Такі угруповання називаються *клімаксними*.

Повний набір угруповань живих організмів у часовій послідовності їхніх заміन від піонерного до клімаксного складає сукцесійний ряд.

Аналізуючи екосистеми, розрізняють сукцесію екосистеми в цілому та окремо сукцесії рослинності, тваринного та мікробного населення. У типовому випадку узагальнена схема сукцесії полягає в послідовній зміні нижчих рослин і тварин більш організованими, а в рослин – ще й багаторічними формами. Розрізняють *первинні сукцесії (сингенетичні, автогенетичні)* коли заселяється початково позбавлений життя субстрат, та *вторинні сукцесії (ендоекогенетичні)*, коли формування екосистеми йде на базі такого угруповання, що раніше існувало, але згодом було зруйнованим. Вторинні сукцесії беруть початок на місцях згарищ, вирубок занепаłego сільськогосподарського землекористування тощо.

Деякі сукцесії відбуваються при послідовному використанні різних видів ресурсів, які розкладаються. Таку сукцесію називають *деградаційною*. Це, наприклад, розклад соснової хвої. Опад хвої, залежно від його віку, заселяють

різні колонії грибів, а коли сіро–чорні хвоїнки утрамбовуються, а їхні тканини розм'якшуються і стають нетривкими, подальше руйнування внутрішніх тканин виконують ґрунтові кліщі. Приблизно через два роки руйнівну діяльність завершують членистоногі. через сім років хвоїнки в цьому шарі стають структурно подібними до ґрунту. Такий тип сукцесій, які не завершуються кінцевим клімаксом називають *деструктивними*.

Концепція сукцесій була сформульована в 1916 році Ф.Є. Клементсом. На його думку, всі основні сукцесії обов'язково завершуються одним *клімаксним угрупованням*, яке відповідає даному клімату. Такий підхід отримав назву *моноклімаксу*. Пізніше було показано, що й в умовах одного типу клімату, залежно від характеру ґрунту гідрологічного режиму тощо, формується цілий набір різних, але стійких угруповань.

У 1942 році Р.І. Ліндеман висловив припущення, що максимальна біопродукція екосистем проявляється у фазі їхнього клімаксу. Але наступні дослідження показали, що це далеко не так. Максимальна швидкість біопродукції частіше відповідає угрупованням, яким властива сукцесія. Інша справа, що, наближаючись до фази клімаксу, все більше накопичується біомаса. Це відбувається тому, що клімаксні біоценози формуються за рахунок великих рослин, а життя серед них більш різноманітне.

Клімакс як екологічне явище характеризується особливим типом розподілу біогенних хімічних елементів. Вони концентруються в біомасі, тоді як абіогенне середовище збіднюється на них. Клімаксні угруповання відрізняються й тим, що в них більше детриту, а фітофаги відступають на другу позицію порівняно з детритофагами.

Встановлення сукцесійного віку екосистем та біоценозів є непростю справою. Вона успішно вирішується спеціалістами. У будь–якій місцевості екосистеми сукцесійно різновікові. Залежно від історії їх формування та тривалості існування окремі біоценози є піонерними, інші – сукцесійними, треті – клімаксними.

1. Загальні поняття про сукцесії

У процесі розвитку рослинного покриву відбуваються певні його зміни. Деякі з них майже не помітні і не поширюються за межі фітоценозу, а деякі є кардинальними, такими, що спричиняють зміну одного фітоценозу іншим, наприклад малопродуктивні природні кормові угіддя змінюються високопродуктивними. Зміни рослинного покриву, які характеризують перехід одного фітоценозу в другий та мають необоротний перебіг, називаються сукцесійними або сукцесіями. Заміна одного угруповання іншим, відмінним від попереднього, відбувається внаслідок змін флористичного складу, будови, та центричних взаємозв'язків, які виникають у відповідь на зміни абіотичного середовища едафотопу і кліматопу. На відміну від сукцесій, менш чітко виявлені зміни часто пов'язані з кількісними показниками рясності, покриття, флористичного складу, структури тощо і не виходять за межі даного фітоценозу. Такі зміни і сукцесії тісно зв'язані між собою і доповнюють одні одних, створюючи цілісну картину динаміки рослинного покриву. Разом з тим між ними є відмінності.

Менш помітні зміни короткотривалі, вони обмежуються одним фітоценозом і мають виявленість у часі, а фітоценоз хоча й зазнає змін, але не замінюється іншим.

Сукцесійні зміни відзначаються довготривалістю дії; вони виходять за межі одного фітоценозу; змінюються в просторі; внаслідок їх фітоценоз замінюється іншим; вони властиві для рослинного покриву і мають незворотний характер.

Сукцесійні зміни можуть бути спричинені як внутрішніми, так і зовнішніми факторами. Вони діють на фітоценоз одночасно, але вияв їх може бути неоднозначним: в одному випадку таке поєднання зовнішніх і внутрішніх чинників може стимулювати розвиток прогресивних змін, а в другому – гальмувати його.

При визначенні сукцесії потрібно враховувати три аспекти:

1) сукцесія відбувається під дією співтовариства – біотичного компонента екосистеми. Діяльність співтовариства спричинює зміни у фізичному

середовищі, яке визначає характер сукцесії, її швидкість і межу, якої може досягти розвиток;

2) сукцесія – це впорядкований розвиток екосистеми, пов'язаний зі зміною видової структури та процесами, що відбуваються у співтоваристві;

3) завершенням сукцесії є утворення стабільної екосистеми, в якій досягаються максимальна біомаса і максимальна кількість міжвидових взаємодій на одиницю потоку енергії.

Біоценоз перебуває в постійному розвитку. Організми, які його населяють, народжуються, живуть і вмирають. Процесові розвитку можуть сприяти або ж навпаки, шкодити певні зовнішні та внутрішні фактори. Характерні типи цих змін, які відбуваються у біоценозі, такі: 1) сезонні; 2) різнорічні; 3) випадкові зміни, або сукцесії; 4) загальні зміни; 5) еволюція ценозів.

Діалектика кожного угруповання в будь-який момент свого існування, – як підкреслював П.Д. Ярошенко, – перебуває в стані змін, які можна згрупувати у п'ять типів: 1) проходить одну із фаз свого сезонного розвитку, відбиває вплив умов даного року; 2) перебуває на шляху до зміни якимось іншим угруповуванням; 3) перебуває під впливом зональної зміни рослинного покриву усієї місцевості; 4) проходить одну із стадій своєї еволюції.

Перелічені типи змін тісно пов'язані між собою, а точніше, взаємообумовлюють одна одну. Наприклад, третій тип змін – випадковий – включає і сезонні (весна–осінь, літо–зима), і різновікові (посушливі, дощові, морозні роки), і загальні зміни (заміна лучної рослинності лісовою), а в історичному аспекті – то й еволюційні.

Випадкові зміни, або сукцесії (від грецьк. сукцесія – наступність), – це послідовні зміни одних угруповань організмів (біоценозів) іншими на певній ділянці середовища. В природних умовах формування стійкої стадії угруповання завершується клімаксом.

Співвідношення чисельності видів в угрупованні змінюється в часі та просторі. Популяція виду може зайняти своє місце в угрупованні, якщо: а) даний вид здатний досягти дане місце; б) умови певного місця йому підходять; в) він витримує конкуренцію і поїдання його іншими видами. Таким чином,

числова послідовність появи і зникнення популяцій видів у біоценозі є результатом зміни умов, ресурсів і впливів інших видів один на одного.

Сукцесія не може спостерігатися безпосередньо до тих пір, поки рівноважний стан співтовариства яким–небудь чином не порушиться. Якщо ліс вирубується для потреб сільського господарства, то після припинення сільськогосподарських робіт він, як правило, знову відновлюється (рисунк 1.1).

Поверхня голих скель або покинутих доріг покривається спочатку колоніями мохів і лишайників, потім травами і чагарниками, а пізніше, за сприятливих умов, багаторічними деревними рослинами. Зміна русла річки може сприяти посиленню ерозії в одному місці і відкладенню мулу в іншому. Мул закріплюється завдяки солестійкій болотяній рослинності, а потім інколи шар ґрунту стає товщим, сіль вилугує, після чого в цьому місці вже зможуть рости трави і чагарники. Всі ці приклади свідчать про те, що структура співтовариства змінюється і еволюціонує у напрямі більш зрілої стадії.

Одум узагальнив найбільш характерні особливості розвитку екосистем (таблиця 1.1). Більшість перерахованих у таблиці характеристик екосистем є загальновідомими, принаймні для сукцесії, що приводять до утворення лісу, однак деякі з них розмежовані не досить точно. З п. 7 випливає, що азот, наприклад, повинний акумулюватися в процесі зміни співтовариства, і це вірно, але він поглинається з атмосфери, тобто інтрабіотично, а не з ґрунту. Опади, тобто інтрабіотичний фактор, є основним джерелом фосфору в деяких екосистемах, що розвиваються. Співвідношення мінеральних речовин у ґрунті і рослинах залежить від типу екосистеми і широти. Тепер кілька слів про розмаїтість видів (пп. 8 і 9). Клімаксий стан екосистеми не завжди значно відрізняється від її стану на ранніх стадіях. Незамкнута чагарникова рослинність може характеризуватися значно великою розмаїтістю видів тварин і рослин з більшою рівномірністю розподілу, чим сосновий ліс у стані клімаксу на тім же місці. Стійкістю до зовнішніх впливів можуть володіти не тільки зрілі співтовариства (п. 22).

Вологі тропічні ліси є одними з найстарших і різних по видовому складі екосистем, але вони легко руйнуються в результаті діяльності людини. Навіть

локальна вирубка дерев порушує мікроклімат лісу, ґрунт піддається екстремальним кліматичним впливам.

Таблиця 1. Моделі екологічної сукцесії: тенденції розвитку

Характеристика екосистеми	Стадія	
	Розвиток	зрілість
Енергетика товариства		
1. Відношення валової продукції до дихання (P/R)	Більше чи менше Приблизно 1 1	
2. Відношення валової продукції до біомаси (P/B)	Високе	Низьке
3. Відношення біомаси до потоку (B/E)	Низьке енергії	Високе
4. Чиста продукція товариства	Висока (урожай)	Низька
5. Ланцюги харчування	Лінійні	Розгалужені
Структура товариства		
6. Кількість органічної речовини	Мало	Багато
7. Елементи органічного харчування	Екстра	Інтрабіотичні
8. Видове різноманіття – компонента багатоманіття	Низькі	Високі
9. Видове багатоманіття – рівномірності розповсюдження	Низькі компонента	Високі
10. Біохімічне багатоманіття	Низькі	Високі
11. Ярусність і просторова неоднорідність (структурне багатоманіття)	Слабко виражені	Добре виражені
Життєвий цикл		
12. Розділення по нішам	Широк	Вузьке
13. Розміри організму	Невели	Велике
14. Життєвий цикл	Короткий і простий	Довгий і складний
Кругообіг біогенних елементів		
15. Кругообіг мінеральних речовин	Відкритий	Замкнутий
16. Швидкість обміну елементами харчування між організмами і середовищем	Висока	Низька
17. Роль детрита в регенерації елементів харчування	Незначна	Значна
Характеристика селекційної диференціації		

18. Форма росту	При швидкому рості (r-добір)	При наявності зворотного зв'язку (K- добір)
19. Продукція	Кількість	Якість
Характеристика гомеостазу в цілому		
20. Внутрішній симбіоз	Нерозвине	Розвинений
21. Збереження елементів Неповне харчування	Повне	
22. Стабільність (стійкість до Низька зовнішнього	Висока	
23. Ентропія	Висока	Низька
24. Інформація	Мала	Обширна

Запас елементів харчування, що накопичується тисячоріччями, може бути порівняно швидко загублений у результаті її вивітрювання. Малоімовірно, що вирубані в даний час ділянки вологих тропічних лісів повернуться в первісний стан, навіть якщо їх залишать недоторканими протягом тривалого часу [9, 10].

Ми поділяємо точку зору О.П. Шенникова, який називає п'ять, на його думку найістотніших внутрішніх причин сукцесійних змін.

1.Розмноження рослин. Завдяки збільшенню чисельності особин, а точніше ценопопуляцій, в яких вид домінує, збільшує площу розселення порівняно з видами, менш пристосованими до даних умов місцезростання. Такі види, виборюючи місце у фітоценозі, зміцнюють свою фітоценотичну роль і стають едифікаторами фітоценозів, а їхні ценопопуляції підготовляють ґрунт для зміни одного угруповання іншим, яке відповідає зміненим умовам існування.

2. Боротьба за умови середовища між компонентами фітоценозу. Це не менш важлива причина сукцесії, оскільки види у фітоценозі мають різну здатність до використання матеріально-енергетичних ресурсів кліматичного й едафічного фітосередовища, і як наслідок одні з них швидко і в достатній кількості поглинають необхідні для їхнього розвитку азот, зольні елементи, вуглекислий газ, кисень, світло, воду тощо і характеризуються високими якісними та кількісними показниками життєздатності та продуктивності, а інші слабо поглинають і погано засвоюють елементи мінерального живлення, через що відіграють у фітоценозі другорядну роль і мало впливають на зміни рослинного покриву, а інколи випадають з флористичного складу.

3. Вторгнення (інвазія) нових видів до фітоценозу. Цей фактор може спричинитися до сукцесійних змін, якщо умови, які склалися в даному фітоценозі, виявляться оптимальними для розвитку і розмноження виду, котрі потрапили сюди ззовні. Внаслідок зростання чисельності особин видів–мігрантів та розселенню їх змінюються флористичний склад і будова фітоценозу.

4. Зміни фітоценозу через саморозвиток. Залежно від двох сфер, його живлення, повітряне та ґрунтове середовище також змінюється, але в одному випадку воно стимулює подальший розвиток даного фітоценозу, а в другому спричиняє зміни даного фітоценозу іншим, більш адаптованим до нових умов місцезростання.

5. Утворення нового фітоценозу шляхом його еволюційного перетворення відбувається повільно, але ці зміни призводять до утворення нових комбінацій видів, що є більш адаптованими до існуючих екологічних умов.

Зовнішніми причинами сукцесій рослинного покриву найчастіше є кліматогенні, едафогенні, пірогенні, антропогенні, фізогенні фактори.

На думку американських учених, вся сукупність змін рослинних, угруповань в процесі сукцесії становить серію сукцесій.

Екзодинамічні зміни рослинності виникають під впливом зовнішніх екологічних факторів та чинників, не властивих природному розвитку рослинного угруповання. Причинами таких змін можуть бути: пожежі, відсутність комах, зсуви ґрунту, сніжні лавини, рубки лісу, меліорація, затоплення тощо. Відповідно до цих причин екзодинамічні зміни поділяються на кілька категорій.

Кліматогенні зміни рослинності відбуваються внаслідок зміни клімату. Наприклад, сучасна болотна рослинність є результатом послідовної зміни фітоценозів, на різних фазах і етапах розвитку, пов'язаної з і змінами клімату впродовж голоцену. На ранньоголоценовій фазі сухого континентального клімату склалися сприятливі умови для розвитку розріджених соснових лісів з відкритими ділянками степової рослинності. Середньоголоценова фаза характеризувалася теплим кліматом і пануванням хвойно–широколистяних лісів, а пізньоголоценова – вологим і прохолодним кліматом та розвитком хвойно–широколистяних і листяних лісів.

Едафогенні зміни виникають на місці гірських обвалів, зсувів, вивержень вулканів, тобто на ділянках, де на материнських породах формуються ґрунти, на яких поселяються занесені види та розвиваються рослинні угруповання.

Фітогенні зміни відбуваються під впливом нових не властивих даному ценозу видів. Такі зміни з'являються, наприклад тоді, коли під намет вологого або заболоченого лісу проникають сфагнові мохи, котрі згодом заступають лісотвірну породу, і замість лісового угруповання з'являється лісове чи трав'яне болото.

Зоогенні зміни спричиняє життєдіяльність тваринних організмів. Так, після нальоту сарани, яка на своєму шляху знищує всю рослинність, на місці зниклої рослинності формуються нові фітоценози.

Природно–антропогенні зміни з'являються внаслідок сумісної дії природних і антропогенних факторів. По суті, це зміни, які мають тенденцію до напрямку деградації, і виникли під впливом техногенних чинників і наступного природного відновлення фітоценозів. Такі зміни можна спостерігати на лісових згарищах, де відбуваються лісовідновні процеси. Це демутаційні зміни з елементами сингенезу й ендоекогенезу, в результаті яких відновлюються лісові, лучні та інші угіддя, будова яких і флористичний склад нерідко відмінні від попередніх. В наш час дуже часті пірогенні зміни. Починаються відновні процеси зняття негативного впливу екзогенного фактора.

Антропогенні зміни дуже поширені і виникають під впливом господарської діяльності людини і пов'язані, зокрема, з інтенсивним використанням різного роду технічних засобів. За охопленням території антропогенні зміни рослинності бувають локальними та регіональними, за тривалістю – короткочасними, середньо– та довготривалими, за характером – інтенсивними й екстенсивними, за способом протікання – малопомітними і раптовими.

У структурі антропогенних змін істотне місце займають гідрогенні зміни, спричинені надмірним зволоженням або регулюванням водного режиму на меліорованих землях. Прикладом таких змін є неоценози зернових, овочевих і кормових культур, котрі створюються на осушених і заболочених землях, площа яких в Україні становить понад 3 млн. гектарів.

Катастрофічними за своїми наслідками є суцільні рубки лісу, після яких, на відміну від санітарних рубок, що спричиняють порушення лише наземного покриву, відбуваються кардинальні демутаційні зміни.

Менш різкі зміни рослинного покриву, виникають під впливом пасквальної дигресії (спасування) і фенісекціальної дії (сінокосіння). Ці антропогенні чинники призводять до збіднення видового складу, спрощення структури сінокосів і пасовищ, руйнування дернини, ущільнення ґрунту, виникнення численних стежок, від чого лісові угруповання набувають лісопаркового вигляду.

Техногенні зміни є результатом застосування технічних і транспортних засобів у лісовому та сільському господарстві. Так, у букових фітоценозах після роботи багатотонних трельовочних тракторів погіршується лісовідновлення, що пояснюється ущільненням ґрунту і зникненням дощових черв'яків, які сприяють аерації ґрунту.

Екзогенні рекреаційні зміни рослинності виникають у місцях заготівлі дикорослих рослин та масового відпочинку населення, де рекреаційні навантаження спричиняються до зміни одних рослинних угруповань іншими, що особливо часто спостерігається в приміських лісах .

2. Типи сукцесій

Сукцесії неоднорідні за походженням, тривалістю та за глибиною їх дії. Багато науковців розробили ряд схем змін та сукцесій рослинного покриву. Так, В.Д. Александрова в запропонованій нею схемі виділяє такі зміни: добові; сезонні; різнорічні або флюктуаційні (за Т.О. Рабоїтновим); вікові; зміни, яких визначаються безперервно проминаючими процесами відновлення; зміни, спричинені мікроеволюцією видів рослин, котрі постійно відбуваються в межах фітоценозу. За охопленням розрізняють загальні та локальні сукцесії, за силою і характером виявлення – інтенсивні та екстенсивні, за тривалістю – короткотривалі, середньотривалі і довготривалі. Короткотривалі сукцесії охоплюють перші три категорії у схемі В.Д. Александрової є, фактично, змінами в часі, а решта є сукцесійними змінами в просторі. При цьому слід мати на увазі, що будь-який фітоценоз через свою флористичну різноманітність і неоднозначну реакцію на кліматичні чи едафічні зміни зазнає змін протягом

якогось часу на певній території. Якщо ці сезонні зміни відбуваються щороку і мають певну спрямованість, вони набувають характеру сукцесійних змін.

У разі, дії одного й того ж фактора (наприклад, природного підсихання боліт внаслідок підвищення сухості повітря, яке спостерігається протягом останнього півстоліття), зміни фітоценозів, котрі на перших порах характеризували різнорічні зміни, а згодом спричинилися до необоротних змін у структурі та розвитку фітоценозів, у результаті чого замість гідрофільних осоково–гіпнових фітоценозів з'явилися мезофільні злаково–осокові і злаково–різнотравні.

У лісових і багаторічних лучних чи болотних фітоценозах щороку змінюється віковий склад ценопопуляцій та флористичний склад за рахунок одно–, дворічників, що частково зумовлює сезонну динаміку і сукцесії. Всі ці сезонні та різнорічні зміни, які повторюються з року в рік, складають серію специфічних стадіальних змін фітоценозів, котрі визначають характер і природу сукцесій розливного покриву .

Н.М.Чернова і А.М.Билова (1981), виходячи з ролі автотрофів і гетеротрофів у розвитку біоценозів, виділяють два основних типи сукцесій: 1) з участю як автотрофного, так і гетеротрофного населення; 2) з участю лише гетеротрофів. Для сукцесій другого типу характерні умови, коли вже створені або створюються запаси органіки (багаті на органіку водойми, бурти гною і компостів тощо) .

Існує визначений зв'язок між організмами в співтоваристві, фізичними і хімічними властивостями середовища існування. При сприятливих умовах співтовариство буде розвиватися, в противному випадку воно просто на просто зникне чи деградує. Відкладення мулу стимулюють зміну співтовариств у рослинності маршів, тоді як ерозія впливає на цей процес у зворотному напрямку. Евтрофікація озер при наявності зовнішнього джерела мінеральних елементів згодом приводить до повного заболочування озера, а вилуговування цих речовин із ґрунту може обмежити розвиток співтовариства рослин, наприклад у верескових заростях. Такі зміни називаються алогенними сукцесією. Автогенна сукцесія виникає при наявності позитивного зворотного зв'язку усередині співтовариства (ендогенні зміни), такі, як фіксація азоту,

збільшення змісту органічної речовини в озері (заболочування озера) чи осушення ґрунту в результаті транспірації.

Заболочені озера характеризуються острівцями рослинності, часто з перевагою сфагнових мохів (*Sphagnum*), щільність яких збільшується в напрямку до середини озера, що приводить до утворення в озерному басейні торфу. Едифікаторами торф'яного болота є трави і чагарники, головним чином верба і вільха, що люблять надлишкове зволоження. При з'єднанні цих острівців ґрунт виявляється досить сухим. Для багатьох озер характерні як алогенні, так і автогенні процеси, тому послідовність зміни співтовариств, може часто походити від центральної частини озера до берега.

Автогенна сукцесія – процес дуже тривалий. Відомий приклад постгляціонної сукцесії, що спостерігалася в Глейшер–Бей на Алясці. Починаючи з 1750 р. у Глейшер–Бей льодовики відступили більш ніж на 100 км і залишили морени, позбавлені рослинності. Валуни покритися мохами і двома–трьома видами трав з нерозвиненою кореневою системою. Більш ніж через 15 років там почали рости верби – спочатку сланкі форми, а потім чагарникові. Через 50 років з'явилася вільха й утворила зарості висотою до 10 м. Вільху витиснула ялина, що через 150 років сформувала густий ліс, що продовжував розвиватися і досяг зрілості (про що свідчить поява болиголов). Після 200 років у районах з надлишковою вологістю з'явилися сфагнові мохи, що утримують воду і викликають заболочування ґрунту, що привело до загибелі дерев і утворенню боліт. Таким чином, клімаксімним станом цього району є болото.

Одним з основних факторів, що сприяють прискоренню сукцесії і розвитку описаних вище співтовариств, є нагромадження великої кількості азоту. Дріада (*Dryas*), вид трав, характерний для ранніх стадій сукцесії, і вільха мають азотфіксуючих симбіонтів, що сприяють збільшенню кількості азоту в ґрунті на першій стадії сукцесії (рисунок 3). Вільха окисляє ґрунт до такого стану, що вона стає придатною для виростання ялини, що заміщає вільху, використовуючи накопичений запас азоту. У зрілих стадіях сукцесії зміст азоту в ґрунті зменшується, оскільки азот переходить у біомасу дерев.



Рис. 3 Загальний вміст азоту в ґрунті на глибині 45 см, визначеною після відступу льодовика в Глейшер–Бей (Аляска). Зверху показана сукцесія рослинних співтовариств.

Основним фактором, що визначає рослинність екосистеми, що знаходиться з клімаксом стані, є клімат. Але проте зміна топографії і типу чи ґрунту випас худоби, а також пожежі можуть привести до формування в межах даного регіону співтовариства рослин, що відрізняється великою різноманітністю. Повільні зміни основних кліматичних умов чи короткочасна зміна локальних умов може привести до переходу в новий стійкий стан. У Великобританії після зменшення популяції кролика в результаті міксоматози на багатьох луках відбулася зміна видового складу рослинності, особливо збільшилося число сіянців дерев, що раніше винищувалися кроликами. В даний час приймаються міри для попередження зміни лугових співтовариств у цих районах на лісові, оскільки в протилежному випадку багато рідких видів рослин можуть зникнути. Виродженню агроекосистем перешкоджає додаткове надходження енергії і елементів харчування.

Мінливість розподілу видів рослин і їхньої чисельності характерна для всіх рослинних співтовариств у стані клімаксу. Вона обумовлена зсувами, вирубкою чи лісів циклічними змінами самої рослинності. Опис змін співтовариства вереску (*Calluna vulgaris*), що виростає на верескових пустищах у Північній Європі, є найбільш повним. Якщо співтовариства вереску не знищуються внаслідок пожежі, випасу худоби, якщо їх не витісняють дерева, тоді вереск починає повільно вироджуватися. Рослини гинуть, утворити поступово розширюється пустище в центрі ділянки, заселеного, крім вереску,

іншими рослинами. Поступово утвориться неоднорідне співтовариство вереску на різних стадіях розвитку. У даному випадку мінливість обумовлена особливостями росту рослини, але циклічні зміни більшого просторового і тимчасового масштабів можуть викликатися кліматичними факторами.

Сукцесії бувають автотрофні і гетеротрофні. В автотрофних сукцесіях центральною ланкою є рослинний покрив. До гетеротрофних належать сукцесії, що відбуваються в субстратах без живих рослин–продуцентів (беруть участь тварини та мертві рослини). Для сукцесій, особливо первинних, характерні такі ознаки:

- 1) на початкових стадіях малі видове різноманіття, біомаса та продуктивність;
- 2) з розвитком сукцесійного ряду збільшується взаємозв'язок між організмами. Ускладнюються ланцюги та мережі живлення;
- 3) інтенсифікуються процеси колообігу речовин, енергії та дихання екосистем;
- 4) зменшується кількість вільних екологічних ніш;
- 5) швидкість сукцесійного процесу більшою мірою залежить від тривалості життя організмів, які відіграють в екосистемах головну роль;
- 6) у зрілій стадії клімаксного співтовариства біомаса досягає максимальних значень.

Розрізняють сукцесії первинні і вторинні. Первинні сукцесії починаються на субстратах, які не зачепило ґрунтоутворення (скельні породи, водойми). При цьому формуються не лише фітоценози, а й ґрунт. Вторинні сукцесії відбуваються на місці сформованих біоценозів після їх порушення внаслідок ерозії, виверження вулканів, посухи, пожеж, вирубування лісів тощо. Сукцесії відбуваються внаслідок зміни умов проростання рослин під дією життєдіяльності організмів (ендоекогенетична сукцесія) або зовнішніх причин, зокрема антропогенної діяльності (екзоекогенетична сукцесія). Зміни одного фітоценозу іншим у ході сукцесії складають сукцесійний ряд, завершенням якого є утворення стійкого співтовариства. Це співтовариство перебуває у відносно стійкій рівновазі з середовищем.

В.М. Сукачов виділив чотири види сукцесій: 1) сингенетичні; 2) ендоекогенетичні; 3) екзогенетичні; 4) гологенетичні.

Сингенетичні сукцесії відзначаються процесом зміни рослинами нових місцезростань: кар'єрів, насипів, звалищ, пісків, свіжих річкових заносів. Тому головну роль в цій сукцесії відіграють підбір і взаємодія рослин, які заселили цю незайману територію, а також ґрунтово–кліматичні умови. Взаємодія всього угруповання з оточуючим середовищем лише розпочинається. Елементи середовища (фітоклімат і ґрунт) лише починають формуватися і перебувають у зародковому стані. Якщо ділянка, яка заселяється, раніше піддавалася впливу якихось угруповань, то це свідчить про первинну сукцесію (наприклад, при відступі льодовика, застиглій магмі, недавно сформованій піщаній дюні). Ці піонерні сукцесії ще називають автогенетичними.

Якщо рослинність місцевості частково або повністю знищена, але має добре розвинений ґрунтовий шар, в якому залишаються насіння або спори, наступну зміну видового складу називають вторинною сукцесією (березняки, вільшняки після піонерної рослинності кар'єру чи гірського зсуву). Ці вторинні сукцесії В.М. Сукачов називав ендоекогенетичними. Вони відбуваються слідом за сингенетичними сукцесіями вже після того, як піонерне угруповання створило певне середовище і в наступному періоді свого розвитку змінюються разом з подальшими змінами середовища, які є наслідками власне життєдіяльності цього угруповання (збагачується видовий склад, ускладнюється просторова структура).

Проходження сингенетичної й ендоекогенетичної сукцесії показано на прикладі спонтанної клімаксової формації дуба у французькому Середземномор'ї:

Поле під культурою

↓

Переліг

↓

Brachypodium phoenicoides (куцоніжка)

↓ *Juniperus virginiana* (ялівець віргінський)

↓ Сосняк з *Pinus halepensis* (сосна аьпійська)

↓ Дубняк з *Quercus pubescens* і *Q. ilex* (дуб пухнастий і дуб кам'яний)

Дубняк, який завершив сукцесійний ряд, слід назвати не клімаксом, а дисклімаксом, оскільки він, мабуть, не повторив того клімаксу, який колись існував у цій місцевості.

Екзогенетичні сукцесії зумовлені причинами, які перебувають за межами даного угруповання і залежать від зовнішніх геофізикохімічних факторів. До них В.М. Сукачов відносить також зміни, зумовлені діяльністю людини (пожежі, вирубки, випас, рекреаційне перевантаження), а також масове поширення будь-яких тварин (комах, гризунів).

Гологенетичні сукцесії виникають внаслідок зміни всього фізикогеографічного середовища або його окремих частин – атмосфери, літосфери, гідросфери. До таких сукцесій належить зміна фітоценозів під впливом глобальних змін клімату, висушення великих територій перезволожених земель, зміна русла річки і розвиток нової річкової долини.

Екзогенетичні сукцесії зумовлені причинами, які перебувають за межами даного угруповання і залежать від зовнішніх геофізикохімічних факторів. До них В.М. Сукачов відносить також зміни, зумовлені діяльністю людини (пожежі, вирубки, випас, рекреаційне перевантаження), а також масове поширення будь-яких тварин (комах, гризунів).

Це, наприклад, розклад соснової хвої. Опад хвої, залежно від його віку, заселяють різні колонії грибів, а коли сіро-чорні хвоїнки утрамбовуються, а їхні тканини розм'якшуються і стають нетривкими, подальше руйнування внутрішніх тканин виконують, ґрунтові кліщі. Приблизно через два роки, коли хвоя спресовується і набуває якісно нового виду, руйнівну діяльність завершують членистоногі. Приблизно через сім років хвоїнки в цьому шарі стають структурно подібними до ґрунту.

Р.Дажо цей тип сукцесій, яка не завершується кінцевим клімаксом, називає деструктивними (аналогічно деградаційному). Тут спостерігається зміна умов середовища, пов'язана з біотичними факторами, в чому ми пересвідчилися на прикладі із розкладом соснової хвої. Подібний процес перебігає у сінному настої (рисунок 4).

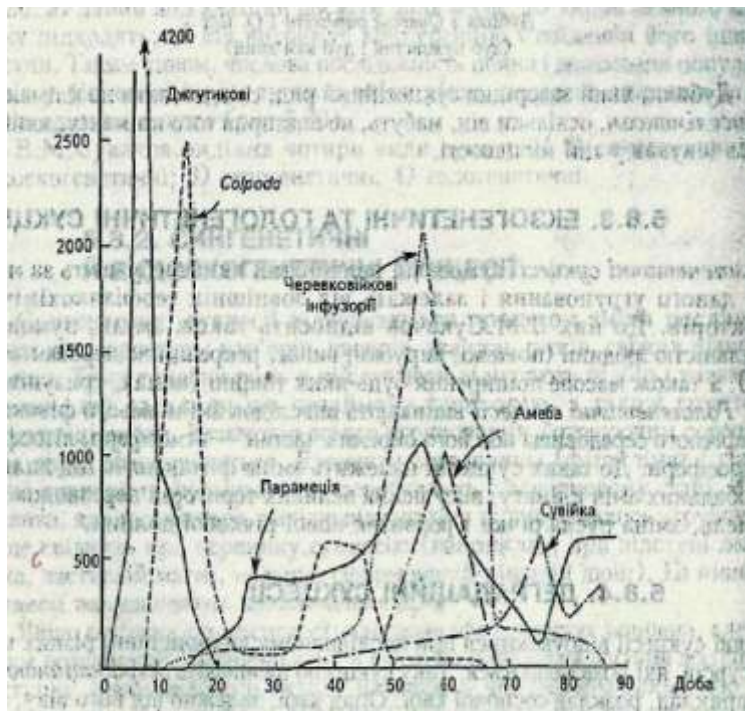


Рис. 4 Сукцесії простіших в настої сіна. Зміна кількості особин залежно від віку культури, в днях: По осі ординат – кількість індивідів різних видів в см³.

Розглянемо класифікацію сукцесій, запропоновану М.Д. Ярошенком (1961), який виділяє: А – природні сукцесії (1 – послідовні, 2 – стійкі (кліматогенні, ендегенні, біогенні); Б – антропогенні. Є.М. Лаврінко (1940) поділяв сукцесії на вікові (кліматогенні, едафогенні) і короткочасові (пірогенні, кліматогенні, едафогенні, зоогенні, антропогенні).

Сьогодні, коли ми маємо справу з численними антропогенними сукцесіями, їх поділяють на культурні (створення культурфітоценозів) і акультурні, або деградаційні (рисунк 5).

До зміни екосистеми призводять висушування боліт, надмірні навантаження на ліси, розорювання земель, забруднення водойм тощо. Антропогенні дії часто призводять до спрощення екосистем. Такі явища називають дигресіями (лат. «дигресіон» – відхилення). Розрізняють, наприклад, пасовищні, рекреаційні та інші дигресії.

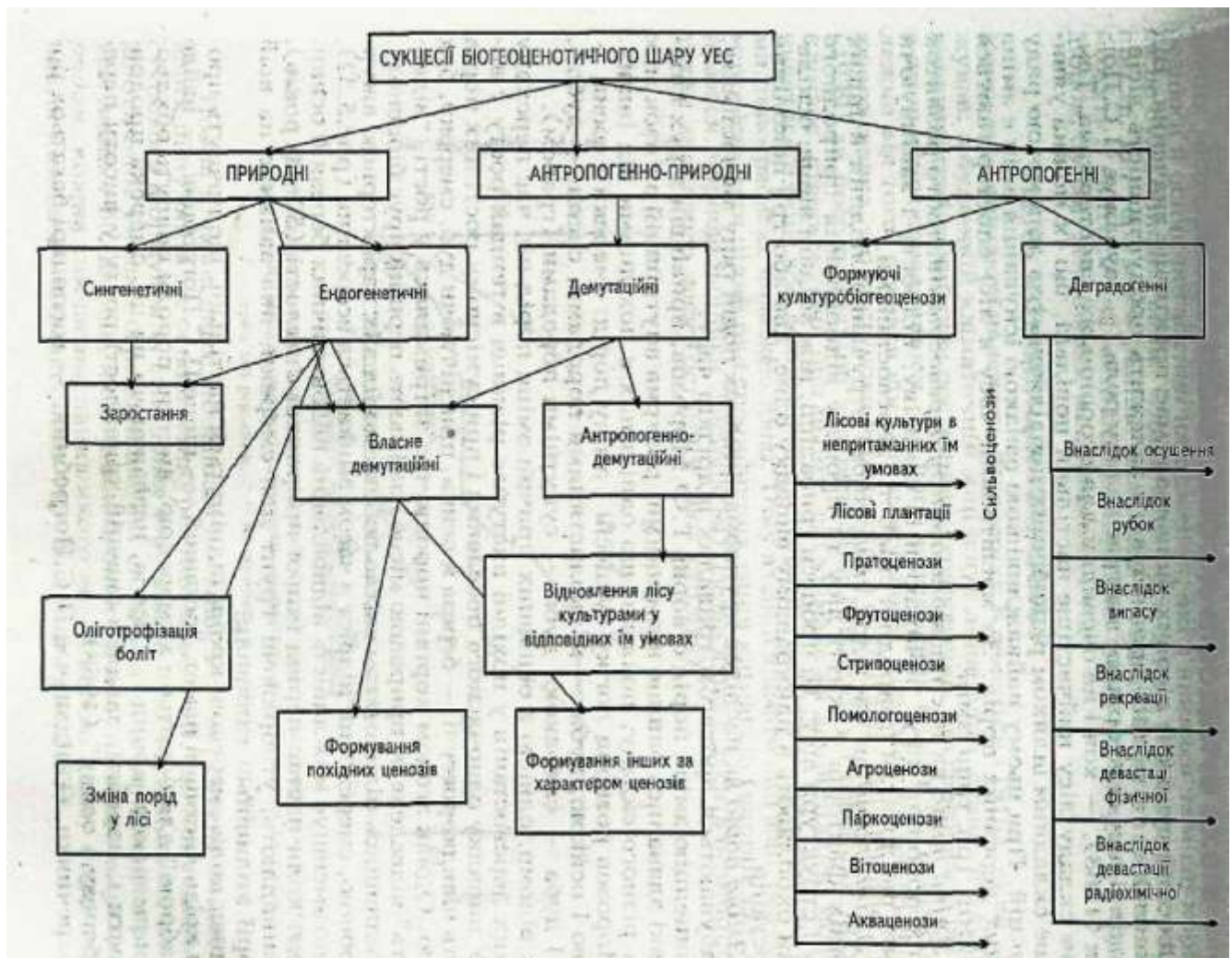


Рис. 5 Класифікаційна схема сукцесій біогеоценотичного шару урбоекосистеми.

Дослідження сукцесії лісових біоценозів має практичне значення. Від їх осмислення та вміння прогнозувати залежить продуктивність лісів.

У житті лісу фактор часу відіграє велику роль,— зауважує П.С. Погребняк (1968), — хоч і не очевидну для стороннього спостерігача. Темпи змін складу лісу найчастіше настільки повільні, що їх можна уявити лише складним шляхом різнобічних досліджень і за допомогою ряду абстракцій. При цьому найважливішою ознакою існування в ній є зміна головних деревних порід. За масштабами часу в лісі спостерігається принаймні три типи змін:

1. Зміна порід як наслідок онтогенезу деревостанів, тобто розвиток окремих поколінь лісу, починаючи із самосіву, підросту і закінчуючи старими,

що досягли природної спілості, деревостанами.

2. Зміна порід як наслідок стихійного втручання людини й інших зовнішніх факторів у житті лісу та процесу відновлення природного складу і структури лісу. Ці процеси триваліші, ніж згадані вище, оскільки вони охоплюють в найкращому випадку одне, два або три покоління деревостанів.

3. Зміна порід як наслідок крупномасштабних подій типу змін клімату, які відбуваються протягом тривалих відрізків часу.

Концепцію зміни порід створив Г.Ф. Морозов, привівши в рух категорії, які здавались раніше незмінними, розкрив внутрішній зв'язок між лісами різного складу, показав, що одні з них є похідними від інших. Г.Ф. Морозов розкрив логіку сукцесій і зміну порід: смереки і сосни – березою і осикою, дуба – м'яколистяними породами, сосни – дубом, сосни і дуба – смерекою, дуба – супутніми породами (грабом).

Як відомо, однією з основних причин зміни порід під час переходу корінних деревостанів у похідні виступає різниця в темпах росту у висоту. У випадку одночасного поселення і при сумісному рості цих порід панують швидкоростучі – береза й осика, пригнічуючи дуб, смереку, бук і ялицю. Однак згодом корінні породи, що затримались у рості, "відвойовують" відведене їм природою місце і займають перший ярус біоценозу.

Оселившись під наметом світлолюбних порід з їх характерною ажурною кроною, смерековий приріст з часом зникається зсередини (рисунок 1.1.4), що різко зменшує можливість відновлення недовговічних берези й осики. З часом, коли настає період їхньої природної стиглості (50–60 років), вони випадають, утворюючи ґрунт для смереки, яка запанує на всій території колишньої галявини.

Однак коли смерекові крони піднімуться настільки, що почнуть проникати крізь листяний намет, "останній, – пише П.С. Погребняк, – найде нову "зброю" для боротьби з смерекою: листяні породи почнуть обхльостувати смерекові крони... І все ж, незважаючи на це, смерека продовжує рости і, нарешті, завдяки значній тривалості росту у висоту переганяє березу і осину" (1968).

Смеречняки, – відзначає П.С. Погребняк, – господарі багатьох родючих місцезростань у лісовій зоні. Вони тут корінні насадження. Березняки й осичняки похідні насадження; які з'явилися на місці корінних, як це було описано вище. Однак наявність їх не у всіх випадках свідчить про те, що територія раніше належала смереці. Березняки й осичняки можуть з'явитися і на місці інших корінних типів насаджень – сосняків, дібров, бучин, ялинників, модринників і т.д.

У геоботаніків американської школи термін "клімакс" широко використовується для позначення завершальної, або зрілої, стадії сукцесії. Найповніше розвинув учення про клімакс Фредерик Клементс. За його визначенням, "клімакс являє собою вищу ланку розвитку рослинності і будучи такою, створює основу для природної класифікації рослинних угруповань".

Клементс стверджував: в будь-якій кліматичній зоні існує лише один істинний клімакс – кінцевий стабільний стан рослинного угруповання, що перебуває в рівновазі з оточуючим середовищем. До його виникнення ведуть усі сукцесії незалежно від того, почався він із піщаної дюни, перелогу чи навіть заростаючого ставка, що поступово переходить в суходільне угруповання. Тенслі (1939) та його однодумці заперечували Клементсу і говорили про поліклімакс, стверджуючи при цьому, що клімакс на даній ділянці може визначатися одним або декількома факторами: кліматом, ґрунтовими умовами, топографією, пожежею тощо. Тому в одній кліматичній зоні, без сумніву, може існувати цілий ряд специфічних типів клімаксів (наприклад, букові праліси, чорновільшняки Закарпаття), склад яких є досить незмінним протягом тривалого часу (останніх двох століть). Поява клімаксових біоценозів пояснюється передусім зміною пануючих популяцій на основі конкурентної взаємодії, що приводить до поступового формування стійкіших угруповань, які відповідають існуючим абіотичним умовам середовища, які склалися за історичний період. Такий ланцюг біоценозів, які змінюють один одного називають сукцесійним рядом, кожна тимчасова ланка якого являє собою певну стадію формування кінцевого клімаксового угруповання (рисунок 6).

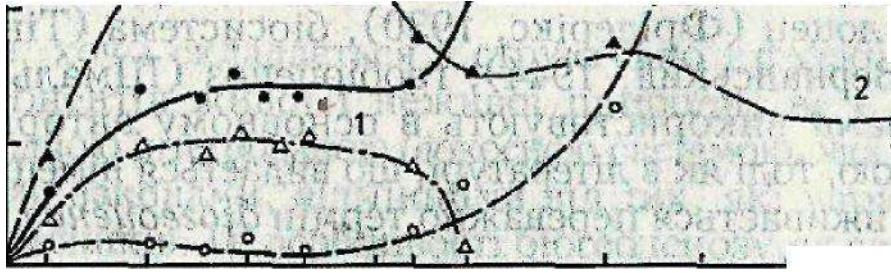


Рис.6 Зміна видового різноманіття і чистої первинної продукції в ході сукцесії, що веде до встановлення клімаксового мішаного лісу із сосни та дуба: 1– трав'яні рослини, 2 – чагарники, 3 – сосна, 4 – дуб.

Зміни загальної продуктивності (енергії, вираженої через загальну продуктивність), дихання і біомаси у процесі типової сукцесії показано на рисунку 1.6. Продемонстровано, що максимальний рівень загальної продуктивності не відповідає клімаксовому угрупованню, але, очевидно, загальна кількість біомаси досягає цього рівня за певних енергетичних ресурсів цієї екосистеми. Відношення енергії загальної продуктивності до енергії дихання при досягненні клімаксу завжди наближається до одиниці. Клімаксне угруповання перебуває у стані стійкої рівноваги з навколишнім середовищем, має складну ярусну структуру і безліч вузьких екологічних ніш, за володіння якими постійно відбувається конкуренція. Усе це забезпечує високу видову різноманітність, що звичайно є значною як у контрольованих людиною екосистемах, так і в екосистемах, що контролюються біологічними чинниками.



Рис. 7 Зміна енергії загальної продуктивності, дихання і біомаси у процесі типової сукцесії (за Гріном та ін., 1990)

Як зазначає В.Д. Александрова, клімакс включає біологічне і фізіографічне поняття. У біологічному сенсі клімакс трактується як певний результат сукцесії, яка формує "зріле" рослинне угруповання. Клементс розглядав клімаксові угруповання як організм, і на цій основі розвивав своє вчення. Його теорію класифікують як теорію про моноклімакс. Суть її полягає в тому, що клімакс теоретично визначається тільки кліматичними умовами, обширністю й рівнинністю території з достатньою кліматичною однорідністю, а фактично широтною–зональністю з монотонністю його виявлення, звідки й сама назва моноклімакс. Клімакс досягає повної "зрілості" і є завершальною стадією сукцесії, котра виявляється зрілістю за кількома показниками: флористичному, ценотичному, структурно–морфологічному, едафічному й орографічному.

Як зазначає О.П. Шенников, флористичний склад клімаксового угруповання на території його виявлення не залишається незмінним, він частково змінюється відповідно до місцевих змін клімату, але в загальних рисах домінуючі життєві форми рослин зберігають схожість. Наприклад, у зоні листопадних лісів у Європі клімаксові фітоценози складаються з дуба, граба, клена, липи, а в Західному Сибіру – з берези, тобто вони представлені різними, едифікаторами, але належать до однієї життєвої форми – листопадних дерев. За теорією моноклімаксу всі форми природної рослинності, які розміщуються в кліматично однорідній області, закінчують свій розвиток, досягнувши завершальної, клімаксової стадії. Характерною особливістю моноклімаксової стадії є те, що її гідрофільна та ксерофільна рослинність через ряд послідовних стадій змінюється мезофільною рослинністю, яка найбільшою мірою відповідає збалансованим співвідношенням, між кліматом і рослинністю.

Пізніше була запропонована теорія поліклімаксу. Суть її полягає в тому, що в межах кліматичної зони є не один клімакс, а кілька (поліклімакс), котрі з'явилися під впливом некліматичних факторів і, у свою чергу, сприяють припиненню розвитку кліматичного клімаксу. Наприклад, розвиток соснових угруповань на Олешківських пісках степової зони визначається не стільки кліматичним, скільки едафічним фактором – бідними піщаними сухими ґрунтами. Тому такий клімакс називають педоклімакс (грец. *ресісоз* – ґрунту).

Розвиток рослинного покриву Клементс розглядав як універсальний всеохоплюючий сунсесійний процес, котрий протікає на рівні клімаксових і серіальних змін. Клімаксові сукцесії являють собою зрілу завершальну стадію розвитку певної форми рослинності. Такими є клімакс–формації, які цілком відповідають кліматичним особливостям зони чи регіону. В кліматичній зоні Передгірних та гірських районів Карпат це ялиновий ліс, у степовій зоні – степ, тундрі – чагарниково–мохово–лишайникові угруповання. Оскільки кліматичні умови протягом тисячоліть залишаються стабільними, то і клімакси зберігають свою стабільність і незмінність.

Серіальні рослинні угруповання менш стабільні, вони являють собою окремі стадії формування клімаксу, котрі послідовно об'єднуються в серію. Особливістю, серіальних рослинних угруповань є те, що сукцесійні стадії постійно змінюють одна одну доти, поки не сформується клімаксне угруповання. Саме на детальному дослідженні сукцесійних серій базується вчення Клементса. Ним зроблена їхня класифікація, котра наводиться нижче.

А. Присерії – в екотопах у початкових стадіях вміст води екстремальний (або повністю обезводнена поверхня, або водойма).

І. Гідросерія – початковою фазою служить водойма.

1. Галосерія – початковою фазою служить багата на солі водойма.

2. Оксисерія – початковою фазою служить водойма з кислими водами.

ІІ. Ксецросерія – початковою фазою служить безводний (або майже безводний) екотоп.

1. Літосерія – початковою фазою служить поверхня скелі.

2. Псамосерія – початковою фазою служить пісок.

В. Субсерії – вміст води на початкових стадіях неекстремальний або екстремальний лише протягом короткого строку.

І. Гідросерія.

ІІ. Ксероксерія.

Клементс виділяє первинні і вторинні серії, а в їхніх межах за відношенням до води чи обводнення, засоленості, механічного складу субстрату – гідросерії та ксеросерії, а також їхні відміни.

Крім того, Клементс розрізняє численні клімаксні угруповання. Наведемо характеристику найпоширеніших з них.

Панклімакс. Клімакси (формації) об'єднуються в одиниці вищого рангу – панклімакси. "Панклімакс включає два або більше споріднених між собою клімакси або формації з однаковими кліматичними явищами, з тими ж життєвими формами і спільними родами домінант". Для північної півкулі Клементс виділяє шість панклімаксів: арктичний, бореальний, лісовий, листопадний, степовий, субтропічний і тропічний.

Панклімакс, являючи собою зональну родинність, кліматично обумовлених і широко зрозумілих зон земної кулі, за висловом Клементса, є "великою клисерією (кліматичною серією) для всієї півкулі.

Панклімакси ведуть своє походження від давніх еоклімаксів – третинних і, можливо, ще більш ранніх. Вони відображають "філогенез" клімаксу.

Клімакс є зрілою, завершальною стадією сукцесії, кліматично чітко відповідає певній формі рослинного покриву, її виявом є клімакс–формації, котрі, у свою чергу, поділяються на асоціації. Асоціація, за Клементсом, – це найбільша таксономічна одиниця, що йде за формацією. Поділ клімаксу на асоціації залежить від наявності кліматичних відмінностей в межах області, зайнятої клімаксом. Асоціація і відповідна їй за обсягом серійна одиниця більш або менш близькі (у фітоценотичному відношенні формації) до формації в розумінні українських геоботаніків. Асоціація – це кліматично обумовлена одиниця.

Консоція відрізняється від асоціації тим, що має лише один домінуючий вид. Наприклад, у Криму ліси, в яких домінує сосна Паласа (*Pinus pallasiana*), являють собою консоцію, а змішані ліси з сосни Паласа і ялівцю високого (*Juniperus excelsa*) утворюють асоціацію; так само і ліси з ялини і смереки в Карпатах утворюють асоціацію.

Субклімакс – це рослинне угруповання, яке під впливом якого–небудь фактора спинилося у своєму розвитку на попередньому ступені. Наприклад, у Карпатах, у верхньому гірському лісовому поясі, де клімаксом є ялиновий ліс, субклімаксом будуть післялісові луки, залісненню яких перешкоджає систематичне сінокосіння та пасування.

Постклімакс – це рослинні угруповання, які утворюють організаційно більш високий ступінь, ніж пануючий на даній території клімакс. Наприклад, ліси річкових долин степової зони утворюють постклімакс.

Серіальний клімакс – це таке рослинне угруповання, котре з якої–небудь причини зупинилося у своєму розвитку за кілька стадій до досягнення клімаксу, який відповідає даній території.

Прикладом може бути чагарникова стадія формування лісо–болотних угруповань, в якій ще не пройшли стадії формування деревостану, деревно–чагарничкової та деревно–чагарничково–сфагнової рослинності на мезотрофних чи оліготрофних болотах.

Преклімакс встановлюється при порівнянні рослинності сусідніх територій. З цього приводу Клементс писав: "Кожна формація або асоціація відіграє подвійну роль. Вона є преклімаксом для свого більш мезофітного сусіда і постклімаксом для ксерофітного". Наприклад, заболочені ліси для лісової зони являтимуть преклімакс, а для більш ксерофільної лісостепової зони на заплавах річок – постклімакс.

Дисклімакс – це антропогенний варіант постійного клімаксу. На зсушених болотах таким дисклімаксом є тимофіївково–конюшинові або тонконогово–грястицеві угруповання або пшеничні чи картопляні агроценози.

Проклімакс – це інтегральний клімакс, який включає всі види клімаксів, котрі відрізняються від справжнього клімаксу. Клементс кваліфікував проклімакс також як потенціальний клімакс.

Еоклімакс – це рослинний покрив, який існував колись, у минулі епохи розвитку нашої планети.

Параклімакс, який вперше виділив Тюксен ще в 1933 р., являє собою об'єднаний варіант справжнього клімаксу, що виник за сприятливих екологічних умов.

Синклімакс – це поняття введене В.М. Сукачевим. Він розумів його як сукупність рослинних угруповань, що виникла в процесі сингенетичного розвитку рослинного покриву. За класифікацією Клементса, це серіальна одиниця вищого рангу, ніж колонія і фамілія.

Еоклімакс виникає при розвитку рослинних угруповань у процесі екогенезу, тобто тоді, коли рослини та їхні угруповання самі в процесі життєдіяльності змінюють умови середовища настільки, що ці умови відповідають потребам членів даного угруповання.

Клементс увів у геоботаніку понад 3000 термінів: найпоширенішими таксономічними одиницями в міру зростання рангу є: колонія, фамілія, соцієс, соцієтет, консоцієс, консоціація, асоцієс, асоціація, формація, або клімакс–формація, або клімакс. Зазначені синтаксони належать до серіальних і клімакських одиниць, з них колонія, фамілія, соцієс, консоцієс, консоція, асоцієс характеризують серіальні, а соцієтет, консоціація, асоціація і формація – клімакські рослинні угруповання. Це одна з простіших схем, бо є ще повніші, які, наприклад, для клімаксового ряду включають такі, як фаціяція, лоціяція, ламіація, соціон і клан. Разом з тим, для мініатюрних сукцесій – серулей, були запропоновані й такі: асоціум, консоціум, соціум.

В сучасній фітоценології всі ці синтаксономічні одиниці не використовують, послуговуються обмеженою їх кількістю.

Вважають, що Клементс припустився помилки, уподібнюючи рослинне угруповання організму. Як відзначає Х.Х. Трасс, основною ознакою організму є фізіологічна цілісність, а складові частини рослинного угруповання – і елементи його структури (яруси, синузії, мікроугруповання тощо), і види рослин – зв'язані між собою не фізіологічно, а фітоценотично, між ними існують особливі відносини, властиві тільки рослинним угрупованням як специфічному явищу природи. Ці складні багатовекторні відносини виявляються, з одного боку, між фітоценозом і оточуючим середовищем (екотопом), а з другого – між його компонентами, видами, які утворюють фітоценоз; в результаті й виникають такі фітоценотичні відносини, як конкуренція, взаємосприяння, паразитизм, сапрофітизм, епіфітизм, пряма й побічна екологічна залежність тощо. Всі ці форми взаємовідносин між видами рослин і визначають складне природне явище – фітоценоз, який не можна розглядати як організм або "особливу форму симбіозу чи коменсалізму".

Разом з тим своїми працями Клементс зробив неоціненний внесок у розвиток світової фітоценології. Він єдиний з учених, хто спромігся створити

універсальну систему таксономічних одиниць рослинності з урахуванням її динаміки. Донині ніхто ще не запропонував іншого вирішення цієї складної проблеми. Як зауважує

В. Д. Александрова, Клементсу належить заслуга введення в науковий апарат таких дуже важливих для фітоценології понять, як клімакс, сукцесія, серіальна рослинність.

Аналіз біоценозів показує, що це в повній мірі стосується й України. Найбільш прості сукцесійні ряди властиві прісноводним болотним екосистемам. Яскравою ілюстрацією таких сукцесійних рядів є ділянки Причорноморських плавнів.

На початку XX століття в пониззях рік Дунаю та Дністра переважали угруповання рдесту пронизанолистого та канадської елодеї. З кінця 50-х перевагу отримали прикріплені форми: спіральна валіснерія та різуха морська, які віддають перевагу засоленим водам. У сучасний період тут переважають форми, що типові для евтрофованих водойм, які засолоняються і стік їх зменшується.

В.С.Ткаченко та А.П.Генов (1992) у заповіднику «Кам'яні могили» Донецької області описали цікавий сукцесійний ряд степової екосистеми. Тут послідовно змінюють одна одну піонерна, типчакова, ковилова, корневищно-злакова, злаково-різнотравна, чагарникова та лісова фази. Примітно, що початкові фази цього ряду проявляють щорічні флуктуації, які сильно залежать від проникнення напівпаразитичної рослини дзвінець весняний. У поєднанні з риючою діяльністю сліпака це повертає степову екосистему до початкової фази. Розвиток відбувається мовби за своєрідними напівпетлями. Досить важливо, що в цьому випадку сукцесія є не тільки зміною характеру рослинного покриву, це динамічний процес усієї екосистеми.

За цими прикладами можна побачити, що аналіз сукцесій є вдалим методом з'ясування динаміки розвитку великих екосистем та біосфери в цілому.

Тема 17

БІОЛОГІЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ

1. Поняття про біологічну продуктивність
2. Генетичні фактори продуктивності.
3. Екологічний контроль продуктивності
4. Ценотичний контроль продуктивності. Гіпотеза Геї.
5. Принцип лімітування біопродукції.

1. Поняття про біологічну продуктивність

Усі екологічні системи від екосистем до біосфери відрізняються присутністю живої речовини. Постійна присутність живої матерії в екосистемах забезпечується безперервним процесом оновлення живої речовини, її синтезом. *Процес продукування живої речовини, що здійснюється в ході живлення, є центральною екосистемною функцією життя. Її прийнято називати біологічною продуктивністю.* У біологічній продуктивності беруть участь усі живі організми і цим вони роблять свій внесок у підтримку існування біосфери.

Мірою біологічної продуктивності слугує величина продукції біомаси, яка створюється за одиницю часу, віднесеної до одиниці площі або об'єму простору (м^3 та м^2).

В екології розрізняють первинну та вторинну продукцію, *Первинна продукція – це частина живої речовини, яка створюється завдяки діяльності організмів з автотрофним типом живлення.* У межах первинної продукції розрізняють валову та чисту продукцію. *Валовою продукцією називають масу органічної речовини, яка утворюється при фотосинтезі або хемосинтезі.* Але, природно, якась частина первинної продукції витрачається на дихання. *Залишок органічних речовин після цих витрат і складає чисту продукцію.* Різниця між валовою та чистою продукцією досить велика, чиста продукція складає 40 – 80% валової продукції. Для екології основне значення має чиста продукція і тому, оцінюючи біопродукційний процес, звичайно мають на увазі саме чисту продукцію.

Вторинна продукція складається з органічних речовин, які утворюються при гетеротрофному типі харчування. Вторинна продукція завжди нижча, ніж

первинна, оскільки, по–перше, не вся первинна продукція з'їдається гетеротрофними організмами, частина її накопичується у ґрунті у формі гумусу (до речі, кам'яне вугілля – це також залишок мінералізованої біомаси, яка створена автотрофними організмами}, і, по–друге, гетеротрофи не можуть забезпечити 100% перетворення первинної продукції у вторинну.

У сукупності жива речовина усіх автотрофних та гетеротрофних організмів складає біомасу. Можна говорити про біомасу окремого організму або про біомасу того чи іншого виду рослини чи тварини. Біомасу вимірюють в одиницях маси (сухого залишку) на одиницю поверхні, тобто у вигляді кг/м^2 , ц/га , т/км^2 тощо. У зв'язку з тим, що біомаса формується в результаті процесу живлення, спорідненого зі зв'язуванням енергії, для оцінки розміру біомаси придатні й енергетичні одиниці (джоулі, калорії та ін.). Ця енергетична форма вираження має дві переваги. Вона показує, наскільки енергетично ефективні були процеси утворення біологічної маси даного виду, а також дозволяють об'єктивно порівнювати організми або екосистеми, у яких біомаса має різний хімічний склад.

Оцінка розміру продукції та запасів біомаси у масштабах земної кулі в цілому досить важка справа. Загальна її методика ще не розроблена і дані різних авторів відрізняються. Сумарна біомаса всієї біосфери Земної Кулі в середньому оцінюється в $1,8 \times 10^{18}$ г або 30×10^{21} Дж. Первинна продукція Земної кулі досягає 100 млрд. т/рік. За даними В.А.Ковди (1973), загальна біомаса суходолу дорівнює $3 \times 10^{12} - 1 \times 10^{13}$ тонн. На суходолі основний внесок роблять ліси. У тропічних лісах чиста первинна продукція досягає 2016, а в лісах помірної зони – $1242 \text{ г/м}^2/\text{рік}$. Океани мають низьку первинну продукцію, що пов'язано, головним чином, із нестачею поживних речовин для рослин. На долю океанів та морських акваторій припадає 55×10^9 тонн сухої біомаси.

У природному середовищі всі живі організми мешкають поряд. Співіснуючі рослини та тварини звичайно мають різні типи та способи живлення. Але для певних груп, що мешкають разом, базовий тип живлення є однаковим. У цьому випадку й роль цих організмів в екосистемі є також однаковою. Так, наприклад, в лісі ростуть і великі дуби, і ліани, і трави, і мохи. Конкретні механізми оптимізації фотосинтезу у них різні, але роль в екосистемі

ідентична – всі вони мають автотрофне живлення та здійснюють первинний синтез органічних речовин. У цьому зв'язку з урахуванням основної екосистемної функції живі організми об'єднуються в три важливі групи: продуценти, консументи та редуценти.

2. Генетичні фактори продуктивності

У всіх живих організмів рівень біопродуктивності чітко зумовлений їхньою видовою належністю і, відповідно, контролюється генотипом. Генотип визначає й іншу властивість живих організмів, що впливає на планетарне накопичення біомаси, – темпи розмноження. У результаті продукція, що створюється тим чи іншим живим організмом, залежить від двох факторів:

- а) від інтенсивності біопродукційного процесу;
- б) від темпів розмноження.

Обидва ці фактори мають генетичну зумовленість.

У тих випадках, коли рівень біопродукційного процесу досить високий, він визначає запаси біомаси, які створюються даним організмом. У мікроскопічних організмів при їх мікроскопічних розмірах тіла накопичення біомаси цілком визначається темпами розмноження. Окремі акти розмноження бактерій та інших мікроорганізмів у сприятливих умовах можуть відбуватися кожні 30 – 60 хвилин. Теоретично це призводить до того, що вже протягом кількох років мікроорганізми змогли б сформувати біомасу розміром із Земну Кулю. Однак цього не спостерігається, оскільки швидкість розмноження мікроорганізмів обмежена великою кількістю зовнішніх факторів і, перш за все, нестачею органічної речовини для живлення. Тому в сучасній біосфері Землі сумарна біомаса мікроорганізмів невелика. Найбільша її частина зосереджена у ґрунті. За підрахунками спеціалістів ґрунт вміщує 0,3 кг/м² бактерій, 0,3 – грибків, 0,15 – актиноміцетів.

У вищих зелених рослин продукування біомаси коливається в дуже широких межах. Це пов'язано з розмірами їхнього тіла. Особини ряски, наприклад,

мають масу всього декілька грамів, а маса самого великого на нашій планеті дерева секвої гігантської, що росте в Каліфорнії (США), становить приблизно

2 тисячі тонн. У середньому в розрахунках на 1 га поверхні чиста надземна продукція зелених рослин варіює від 3 до 60 тонн/рік. Така ж велика варіація біомаси тіла і у тварин. Вона коливається від часток граму в найпростіших до кількох тонн у китів, кашалотів та слонів. Дослідження селекціонерів та тисячолітній досвід ведення сільського господарства показали, що як у рослин, так і у тварин, продукція дійсно контролюється генетично, але спеціального «гену врожайності» немає. Здатність формування біомаси визначається генотипом в цілому. Незалежні набори генів впливають на морфологічні, фізіологічні та біохімічні параметри, що контролюють процес накопичення біомаси.

У світі живих істот діє загальна закономірність: чим більший розмір біомаси особини певного виду рослини чи тварини, тим нижчий темп розмноження та менша кількість потомства продукується за один акт репродукції. Природа немовби контролює продукційний процес, не допускаючи перевиробництва біомаси одного виду та сприяючи збільшенню біомаси різних видів.

Однак окремі рослини та тварини відрізняються високим рівнем біопродукції. Найчастіше це пов'язано з явищем поліплоїдії. Поліплоїдія – це природне чи штучне збільшення числа хромосом у ядрах. Найбільш характерна вона рослинам, але спостерігається й у тварин, зокрема вона властива дощовим черв'якам. Особини поліплоїдів відрізняються великими розмірами і мають підвищену стійкість до несприятливих факторів. У сільському господарстві у зв'язку з цим ведеться цілеспрямована робота щодо створення поліплоїдів з максимальною продуктивністю. Підвищує біопродукцію і гібридизація. Узагальнюючи викладений вище матеріал, варто підкреслити, що *вимоги кожного видів організмів до екологічних факторів високо специфічні*. Ця твердо встановлена закономірність вперше була сформульована Л.Г.Раменським (1924) і отримала назву *правила екологічної індивідуальності видів*.

3. Екологічний контроль продуктивності

Особливості навколишнього середовища і, в першу чергу, режим абіотичних факторів створюють помітний вплив на процес синтезу органічної речовини автотрофними та гетеротрофними організмами.

Загальна зумовленість біопродукції екологічними факторами підпорядковується закону толерантності. Відповідно до цього закону в амплітуді дії того чи іншого фактору є зона оптимуму, в межах якої біопродукція максимальна, та дві зони песимуму, в області яких формування біопродуктивності гальмується або нестачею даного ресурсу, або його надлишком.

У сукупності ресурси та умови, що сприяють можливості отримання біологічної продукції від живих організмів, розуміють як родючість природного угіддя. Розрізняють природну родючість як винахідну потенційну продуктивність угіддя, тобто ділянки суходолу або водойми, та економічну родючість як реальну кількість біологічної продукції, яку можна отримати від даного угіддя.

Природна родючість є базовою властивістю будь-якої природної екосистеми. Отримання продукції за рахунок природної родючості безвитратне. Витрати необхідні тільки для збору біомаси та її доставлення в потрібне місце. Економічна родючість – поняття більш складне. Воно включає в себе співвідношення між біомасою, що отримується, та витратами матеріалів, енергії та праці на її отримання. Економічна родючість може бути від'ємною величиною, коли вартість сукупних витрат перевищує вартість біопродукції. При цьому «вартість» розуміється у грошовому вираженні, але можливе її вираження у формі енергетичних одиниць.

Температура. У зелених рослин температурний режим найчастіше виявляється критичним для продукційного процесу. Температура впливає майже на всі біологічні процеси рослин, із підвищенням температури змінюється розчинність у клітинному сокові різноманітних компонентів обміну речовин і, в тому числі, вуглекислого газу. У межах амплітуди температури від 0°C до 30°C підвищується активність майже усіх ферментів. У результаті при температурі 20–30° фотосинтез має свій максимум. В усіх зелених рослинах

підвищення температури від 0°C до 15°C веде до помітного зростання швидкості росту, з 15°C до 30°C вона майже постійна, та при температурі, більшій за 30°C, швидкість росту знижується. Метод «суми ефективних температур» в його різних видах широко застосовується в агрономії для оцінки умов росту та розвитку рослин.

Існує дві групи тварин: теплокровні та холонокровні. У птахів та ссавців температура тіла постійна і підтримується обмінними процесами. Вони порівняно автономні щодо температурного режиму екотопу. У холонокровних тварин такої автономності немає. Але навіть і теплокровні тварини реагують на температуру. Відомо, що як і вівці (теплокровні), так і бджоли (холонокровні організми) мають схильність збиватися в тісні групи при похолоданнях. Інші види захищаються від похолодання шляхом міграцій в теплі регіони або впадають в зимову сплячку. Завдяки теплокровності вищі тварини менше залежать від температури навколишнього середовища, і тому температурна зона поширення тварин ширша, ніж у рослин. Їхня біопродукція не так тісно пов'язана з температурою, як у рослин.

Вода. Вода є важливим фактором біопродукційного процесу рослин та тварин. Рослинам потрібно дуже багато води для процесу фотосинтезу, вода в них не стільки ресурс живлення, скільки речовина, за допомогою якої регулюється температура тіла шляхом випаровування з поверхні листків досить великої кількості води.

Рослини використовують воду на випаровування дуже неекономно. Продуктивність транспірації, тобто співвідношення кількості утвореної за одиницю часу органічної речовини до кількості води, що втрачається на випаровування, складає у рослин величину порядку 1/200 – 1/1000. Іншими словами, на утворення 1 г органічної речовини витрачається в середньому 300 – 500 г води. Щодо цього суттєвим є контроль біопродукції вологістю ґрунту та відносною вологістю повітря.

На формування біопродукції рослин впливає не тільки режим опадів, але і їх форма. Для багаторічних рослин особливо важливе значення має сніг. Взимку в Північній півкулі випадає 13,5 млрд. тонн снігу. Але розподіляється він вкрай нерівномірно. Сніг – найкраща «ковдра» для озимих злаків та всіх

багатолітніх рослин. Користь снігу полягає не лише в захисті рослин та їхніх кореневих систем від сильних морозів, сніг – це ще своєрідне підживлення. І.В.Вернадський показав, що разом зі снігом до рослин надходить широкий набір мікроелементів. Та хоча їхня концентрація в сніжній масі всього 0,001 – 0,005%, тала вода є хорошим стимулятором росту рослин.

Біопродукційний процес тварин теж залежить від режиму вологості. У посушливих біотопах ряд видів через нестачу води впадає в літню сплячку (естивація).

Способи отримання води можуть бути досить цікавими. Більшість видів отримує воду з водойм, звідки вони її просто п'ють. Інші види всмоктують воду через зовнішні покриви тіла (більшість земноводних). Треті повністю задовольняють свої потреби у воді за рахунок їжі. Домашні кішки майже не п'ють води при нормальному раціоні. Є види тварин (верблюди, одержна міль), які отримують воду метаболічним шляхом, окислюючи жирові речовини свого тіла.

М.С.Пляров (1970) з'ясував, що деякі види комах лісової зони живуть на поверхні ґрунту, а у лісостепу та степу вони ж мешкають в товщі ґрунту. Цим шляхом підтримується оптимальний режим вологості, і, власне, в різних зонах комахи живуть фактично в одному і тому ж мікрокліматі. Відомо, що у комах кладка яєць йде лише при певній вологості повітря. Комахи не кусаються, якщо вологість повітря менша 40%.

Вуглекислий газ та кисень. У сучасній атмосфері загальні умови наявності ресурсів для автотрофних рослин не оптимальні і не можуть забезпечити генетично допустиму продуктивність. Концентрація вуглекислого газу в атмосфері, що дорівнює 0,03% нижча тієї концентрації, при якій фотосинтез найбільш продуктивний. У більшості зелених рослин оптимум фотосинтезу спостерігається при концентрації CO₂, рівній 0,1%. У рослинних угрупованнях у шарі розміщення зелених частин рослин вуглекислий газ взагалі дуже швидко "вичерпується" листям та його концентрація в денні години тут знижується до 0,01%, що в 10 разів нижче від оптимуму. Та й використовується вуглекислий газ як показали дослідження В.М.Любименка

(1925) та М.І.Будика (1977), з низькою ефективністю. Із загального дифузного потоку вуглекислого газу листки рослин поглинають його тільки на 10%.

Концентрація кисню в атмосфері також не оптимальна для зелених рослин. Вона вища тих значень, при яких фотосинтез максимальний. Очевидно, що сучасна біосфера розбалансована у співвідношенні CO_2/O_2 . Однією з причин такого розбалансування є неоптимальне співвідношення в біосфері автотрофних та гетеротрофних організмів. Інша причина розбалансування лежить у змінах газового складу атмосфери під впливом промислового та сільськогосподарського виробництва.

Всі тварини набагато більше, ніж рослини, чутливі до газового складу атмосфери. Аеробним тваринам кисень потрібен для дихання, а для анаеробів кисень, навпаки, отруйний.

Сонячна радіація. Біопродукція зелених рослин суттєво залежить від надходження сонячної радіації. Для гетеротрофних організмів прямої необхідності у світлі немає. Гриби та бактерії часто відмінно ростуть у темряві. Але високоорганізовані тварини потребують світла, оскільки зір у них є важливим фактором при добуванні їжі. Щодо яскравості освітлення тварини чітко підрозділяються на денних (наприклад, горобинні птахи) та нічних (кажани). Добова періодичність освітлення у багатьох видів тварин служить сигналом початку розмноження. Довгий день у північних широтах (до 18 – 24 годин) забезпечує можливість більш довгого періоду пошуку та здобування їжі. Саме тому більшість видів птахів переміщуються на північ на період розмноження, оскільки їхні потреби в їжі різко зростають під час вигодовування пташенят.

Грунт. Для автотрофних рослин важливим фактором їхньої життєдіяльності є родючість ґрунту. Це досить ємне поняття, але в більшості випадків родючість визначається наявністю в ґрунті достатньої кількості макро– та мікроелементів мінерального живлення рослин. Виснаженню ґрунту сприяють деякі природні явища, наприклад, водна та вітрова ерозія, але найчастіше на площах, що використовуються людиною для отримання сільськогосподарської продукції, ґрунти виснажуються під впливом їхньої непомірної експлуатації.

Територія. Своєрідним екологічним фактором контролю продуктивності є простір. Він необхідний і для рослин, і для тварин. У тварин біомасу чітко визначає розмір кормової ділянки. Для ряду видів тварин у період розмноження властива вузька територіальність, коли кожна сім'я або група сімей здобувають їжу на ділянках, що належать їм. Такі ділянки ретельно охороняються від вторгнення особин свого виду. Для цього застосовуються голосові засоби (птахи), пахучі мітки (ссавці) і т.п.

Розміри кормових ділянок звичайно пов'язані з величиною тіла тварин. Наприклад, полівка вагою тіла у 27 г потребує на добу всього 2,4 г сухого корму. Вона може зібрати його з ділянки всього у декілька квадратних метрів. Для лося з масою тіла у 200 кг або слона з масою тіла у 4 тонни їжі потрібно декілька десятків кілограмів і кормові ділянки будуть відповідно більшими. У Карпатах для життєзабезпечення однієї особини карпатської сарни потрібно 7 – 10 га, та стійкою буде тільки популяція з 800 – 1600 особин, якій, таким чином, потрібно 12 – 15 тисяч га території, Є територіальний контроль і в хижаків. Кормові ділянки левів складають 25 – 50 км². Але розміри таких ділянок завжди залежать також і від кількості на них кормових ресурсів. Не менш важлива і якість їжі. Так, якщо самиці колорадського жука отримують у їжу старі листки картоплі, то через 11 діб у них повністю припиняється відкладка яєць. При годуванні самиць молодими листками кладка продовжується більше місяця. Тоді, коли вівцям замість потрібного їм сіна пропонуються в їжу соковиті корми – кормова капуста, корнеплоди, зменшується не тільки приріст, але стає ще неможливим і розмноження. Відсутність їжі потрібної якості скорочує тривалість життя. За цієї причини дощові черв'яки не можуть жити в посадках з вільхи або акації. Для них несприятливий хімічний склад листків цих рослин.

Нормальний біопродукційний процес у тварин пов'язаний з певними ландшафтними особливостями території: наявністю лісу, водойм, галявин і ін. Так, граки – мешканці лісів, що перемежуються з перелісками, лелека може селитися лише в тих місцях, де у водойм є великі дерева, що необхідні для гніздування. Хоча лелеки в умовах антропогенного ландшафту навчилися класти гнізда й на телеграфні стовпи та на опори ліній електропередач.

Ландшафтне різноманіття є важливим фактором життя багатьох тварин. Ті ж граки можуть здобувати їжу тільки у травостої, висотою не більше, ніж 15 см. Тому весною вони живляться на ланах. Як тільки трава підростає та досягає критичної для них висоти, граки переміщуються на пасовища, до середини літа вони годуються на сіножатті, а наприкінці літа після збирання врожаю знову переміщуються на поля.

У цілому вплив абіотичних факторів на утворення біопродукції має комплексний характер. Визначає можливості біопродукції не один, хоча й важливий фактор, а їхнє сполучення. В екології цей факт відомий як закон А.Мітчерліха – Б.Бауле. Так, наприклад, коефіцієнти використання сонячної енергії, вуглекислого газу та води рослинами не є постійними. Вони змінюються і набувають більших значень у сприятливих для рослин природних комплексах, де значення інших абіотичних параметрів близькі до оптимуму, і нижчих значень – у несприятливих умовах. В Україні коефіцієнт використання сонячної радіації рослинами закономірно змінюється з півдня на північ від 0,6 до 1,0% паралельно росту кількості опадів та підвищенню гуміфікованості ґрунтів. Поєднання окремих абіотичних факторів і умов формує такі середовищні комплекси як тривалість вегетативного періоду, клімат місцевості, конкретний режим погоди, тип ґрунтового покриву. Тому географічні карти первинної продукції рослинного покриву принципово збігаються з картами клімату та з ґрунтовими картами.

Якщо клімат для живих організмів є деякою абстракцією, погодні умови виступають як повсякденний фон реалізації біопродукційного процесу. При вирощуванні культурних рослин навіть існує поняття метеотропного ризику, котре включає в себе всю сукупність відхилення погоди, що перешкоджає отриманню оптимального врожаю.

Екологічні зв'язки тварин зростають завдяки їхній рухомості. Звісно, є й нерухомі тварини (корали), а у багатьох видів осілих тварин спостерігається прив'язаність до певної, і часто досить невеликої ділянки території. Але багато видів тварин широко мігрують і на різних фазах розвитку можуть займати різноманітні біотопи. Деякі водяні та суходільні тварини можуть переміщуватися на віддалі до 10 тисяч км. Такі міграції пов'язані з динамікою

використання їжі. Так, на великі віддалі в пошуках місць багатих на зоо– та фітопланктон переміщуються кити. У лососевих риб та вугрів молодь та дорослі особини мешкають в надзвичайно віддалених одна від одної ділянках водойм. На багато тисяч кілометрів перелітають птахи, залишаючи негостинні для них зимою

помірні широти, але повертаються сюди знову весною, коли спостерігається пік зростання біомаси рослин та тварин, які є їхньою їжею.

Сполучення екологічних факторів різноманітні в різних регіонах планети. Тому є чітка різниця в біопродукції на континентах (табл. 16.1), яка зумовлена їхнім географічним положенням та пануючим кліматом. Оцінка такого роду даних дозволяє зробити висновок, що в глобальному масштабі біопродукцію контролюють тепло та вологість. Очевидні зниження біопродукції в тих регіонах, де великі території відрізняються низьким водозабезпеченням (пустелі) або мають холодний клімат. За даними Ю.М.Куражсковського (1969), біологічна продуктивність природних угідь, яка виражається в центнерах сухої речовини з гектара на рік, чітко пов'язана з типом природної зони. Для природних зон України вона складає (ц/га в рік): в лісовій зоні – 75, в лісостеповій зоні – 125, в степу – 85, в сухих степах – 50. Максимальна біопродукція властива лісостеповій зоні. Лісостепова зона України – це її головне природне багатство. Відповідно до наведених показників знаходиться і зональна зміна продукції сільськогосподарських тварин, що відображає кількість та якість кормів.

Таблиця 2. Продукція природного рослинного покриву

Територія	Продуктивність в г/м в рік
Європа	850
Азія	980
Африка	1030
Північна Америка	820
Південна Америка	2090
Австралія і Океанія	860
Континенти в середньому	950
Океан в середньому	150
Земна куля в середньому	400

У серії робіт Є.О.Дорогонівської (1952 – 1960) та інших авторів показано, що екологічні умови у формі природно–кліматичних комплексів впливають не тільки на кількість біомаси, але й на хімічний склад. Так, ячмінь при вирощуванні в лісовій зоні вміщує тільки 10–13% білку в зерні і воно придатне в основному для пивоваріння, будучи малоцінним кормом. У степовій зоні вміст білку в зерні ячменю складає 15 – 25%. Таке зерно вже є повноцінним кормом.

Важлива сторона екологічного контролю продукційного процесу – це нестабільність абіотичних факторів. Рослини та тварини змушені витратити енергію на пристосування до коливань екологічного режиму і біопродукція падає.

Деякі коливання погоди носять суто стохастичний характер, інші мають виражену циклічність. Спостереження, що виявили циклічність екологічного режиму, проводили ще С.П.Крашенінніков (1745 – 1755) та М.В.Ломоносов (1750 – 1765). У наш час відоме існування циклів зміни клімату різної тривалості.

Циклічним змінам екологічних режимів відповідають цикли розміру первинної біопродукції автотрофних рослин.

За А.С.Мончадським (1958), екологічні фактори підрозділяються на три основні групи за рівнем періодичності:

а) первинні періодичні фактори з добовою, сезонною та річною ритмікою – температура, освітленість; усі живі організми порівняно легко адаптуються до них.

б) вторинні періодичні фактори характеризуються періодичністю, що пов'язана з режимом первинних факторів – це вологість повітря, концентрація в повітрі вуглекислого газу; адаптація до них у живих організмів менша.

в) неперіодичні фактори, мінливість яких носить стихійний характер, це штормові вітри, пожежі, виверження вулканів; адаптування живих істот до них найнижче.

4. Ценотичний контроль продуктивності. Біопродукція в різних біомах

Оточення будь-якого живого організму, що бере участь в біопродукційному процесі та розмноженні, включає в себе не лише абіотичні фактори навколишнього середовища, до нього також входять й інші живі організми цього ж або іншого виду. Жити та формувати біопродукцію кожній живій істоті доводиться в умовах того чи іншого біоценозу в тісній взаємодії з іншими організмами. Такі ценотичні зв'язки інколи настільки важливі, що як фактор контролю розміру та якості біопродукції вони перекривають за силою дії абіотичні фактори.

Кожен живий організм не тільки відчуває певний вплив на себе з боку своїх співмешканців у ценозі, але й сам впливає на них. Такі впливи можуть підрозділятися на три типи: позитивні, нейтральні та негативні. Це веде до виникнення між організмами ряду специфічних форм взаємодії.

Основні з них такі:

нейтралізм – при сумісному проживанні організми не чинять один на одного ні позитивного, ні негативного впливу;

конкуренція – два види організмів або особини одного виду використовують один і той же подільний ресурс або намагаються витіснити один одного;

паразитизм та хижацтво – один з видів використовує організми іншого виду як трофічний ресурс;

симбіоз (мутуалізм та співробітництво) – при сумісному проживанні організми сприяють один одному;

коменсалізм – взаємозв'язок між організмами носить односторонній характер: для одного партнера він сприятливий, а для іншого байдужий.

Одним із дуже поширених механізмів ценотичного контролю продукційного процесу є конкуренція. Форми конкурентних взаємозв'язків надзвичайно різноманітні. Види рослин та тварин конкурують за їжу, за оптимальні умови існування, за простір.

Цілком очевидна конкуренція рослин за світло, коли вони тягнуться вгору, намагаючись перерости сусідів та перехопити більшу частину сонячної

радіації. У посівах культурних рослин йде активна конкуренція з бур'янами не лише за світло, але й за воду та мінеральні речовини ґрунту. У випадку сильного конкурентного впливу з боку бур'янів врожай культурних рослин може сильно зменшуватися. Птахи активно конкурують за місця гніздівель. У хижих ссавців (соболь, куниця, ласка) чітко проявляється конкуренція за територію, де вони здобувають собі їжу. В усіх цих випадках конкурентно пригноблений вид знижує свою біопродукцію, може навіть бути повністю витісненим з даного екоотопу.

Досить сильно впливають на рівень біопродукційного процесу паразитизм та хижацтво. Але в природних умовах, як правило, відношення даного типу не ведуть до повного зникнення особин хазяїна або жертви. Йде хвилеподібне коливання розміру сумарної біомаси та чисельності цих організмів. Під впливом хижацтва або паразитизму біомаса популяції жертви сильно знижується, що призводить у відповідь до зниження чисельності та біомаси хижака або паразита. За цим йде нова хвиля збільшення чисельності хазяїна і т.д.

Описаний тип стосунків організмів принципово відрізняється від типу використання природних ресурсів людиною, коли ресурс знищується або повністю, або до такого рівня, що він вже не може самопоновитися. Саме таким чином був знищений бізон у преріях Північної Америки, морська корова Стелера у берегів Камчатки та ряд інших видів. Публіцисти називають такий тип використання біологічних ресурсів „хижацьким“, але як літературне порівняння це невірно. При справжньому хижацтві популяція жертви повністю ніколи не знищується. У Канаді, наприклад, при чисельності лосів менше ніж 0,2 особин/ км² вовки взагалі не заселяють біотоп, що сприяє нормальному розмноженню та виживанню молодняку лосей.

У природі дуже поширені і мутуалістичні стосунки. Найкращим прикладом чіткого мутуалізму є лишайники, організм яких сформований із грибів та водоростей. Кожен із компонентів такого псевдоорганізму вилучає з сумісного життя користь. Мутуалістичний характер мають симбіотичні взаємозв'язки бобових рослин та бульбашкових азотфіксуючих бактерій. Збільшення біопродуктивності під впливом такого симбіозу давно відоме на

практиці у сільському господарстві. Жуйні тварини перетравлюють клітковину за допомогою бактерій, які розкладають целюлозу і живуть в кишечнику тварин. Раки–самітники полюбляють жити разом з актиніями, які використовують залишки їхньої їжі, але від самого рака–самітника відлякують багатьох хижаків.

Власне механізми і позитивних, і негативних зв'язків між живими істотами можуть бути дуже тонкими і зовні непомітними. Історично порівняно недавно й при суттєвому внеску українських вчених С.І. Чорнобривенка (1956), М.Г. Холодного (1949), А.М. Гродзинського (1965–1973) був детально вивчений спосіб впливу одних організмів на інші за допомогою прижиттєвого виділення в навколишнє середовище складних органічних сполук. Взаємозв'язки між організмами, зумовлені такими виділеннями, отримали назву алелопатичних, а галузь науки, яка їх вивчає, алелопатії. Алелопатичні відносини помітно впливають на розмір біопродуктивності культурних та дикорослих рослин. Так, відомий український вчений П.А. Мороз (1990) на основі поглибленого вивчення алелопатичних відносин розробив оптимальні варіанти чергування культур плодоягідних насаджень України. Відповідно до наведених ним даних, яблуна має найбільш високі показники біопродукції при її розміщенні після смородини та малини, для сливи найкращі попередники – це груша та персики. Як показали дослідження А.М. Гродзинського (1973), алелопатія є одним із важливих механізмів і її подальше вивчення обіцяє розкрити багато нового серед механізмів природних регуляцій продуктивності рослин.

Роль ценотичних факторів в біопродуктивному процесі проявляється в тому, що різні сполучення живих організмів – біоми відрізняються один від одного і розміром первинної продукції, і запасами біомаси. Так, в помірній зоні при принципово подібних режимах абіотичних факторів біопродукції її рівень відмінний від того, в оточенні яких живих організмів, в яких їхніх комплексах йде біопродукційний процес. Система взаємодії живих організмів настільки значуща для природних систем, що дозволила Д.Лавкову та Л.Маргулісу в 70–х роках нашого століття запропонувати так звану гіпотезу Геї (Гея – давньогрецька богиня Землі). Відповідно до цієї гіпотези система взаємодії між

живими організмами Землі настільки єдина та потужна, що перетворює біосферу в цілісну кібернетичну систему, що наділена властивістю саморегуляції. Метою цієї саморегуляції є підтримка на Землі умов, сприятливих для життя. Гіпотеза Геї ще мало розроблена, але сам факт її висунення означає визнання видатними спеціалістами наявності численних механізмів взаємодії між усіма живими організмами. Ці взаємодії надають біосфері цілісного характеру та забезпечують підтримку продукції різноманітних форм живої речовини на планеті. Біосфера або є як єдине органічне ціле, або вона руйнується, якщо зруйновані механізми її самопідтримки.

5. Принципи лімітування біопродукції. Управління продукційним процесом

Думка про те, що той чи інший екологічний фактор може опинитися критичним для життєдіяльності живих організмів, вперше була висловлена в 1840 році німецьким вченим Ю.Лібихом. Можливість деяких факторів навколишнього середовища обмежувати біопродукцію отримала назву закону Лібіха. Суть цього закону полягає в тому, що в загальній сукупності екологічних факторів, які необхідні для життєдіяльності, в мінімумі може знаходитися якийсь один. Саме він і визначає верхню межу біопродукції, яка можлива в даних умовах. Лімітуючим може бути як абіотичний, так і біотичний (наприклад, чисельність шкідників) фактор.

Такий прямолінійний підхід щодо оцінки залежності продукційного процесу від екологічного середовища в реальному оточенні найчастіше не виправдовується. Ю.Одум застеріг, що в початковому формулюванні закон мінімуму немовби статичний. Насправді у міру витрати ресурсів співвідношення між ними змінюється і лімітуючий фактор вже перестає бути ним. Його може замінити будь-який інший. Сучасні екологи віддають перевагу розгляду комплексу лімітуючих біопродукцію факторів життя, який відповідає принципу сумісної дії на організм факторів життя, що був сформульований А.Мітчерліхом та Б. Бауле.

Назва „закон мінімуму” невдала і в тому розумінні, що лімітувати біопродукцію може не тільки нестача ресурсу, але й надлишок будь-якого фактора. Наприклад, надлишок вуглекислого газу в атмосфері в кількості більше, ніж 1–10% за об'ємом гальмує фотосинтез та знижує врожай.

Залежно від стану організму та умов його існування дія лімітуючого фактору змінюється. Біомаса та чисельність колорадського жука в якомусь районі можуть чітко лімітуватися площами, що зайняті картоплею. Але якщо в цьому районі вирощують баклажани та інші пасльонові культури, то площа посадки картоплі вже не буде лімітуючим фактором для колорадського жука. Замінюваність ресурсів взагалі досить важлива для підтримки рівня біопродукції. Відомо, що ряд моллюсків використовують на побудову своєї черепашки солі стронцію замість солей кальцію.

У цілому, управління біопродукційним процесом можливе лише на основі чітких знань та використання законів, які лежать в основі цього явища. Біологічна продукція створюється тільки живими організмами і оптимальними для її формування є такі умови, що звичні для даного організму, до яких він добре адаптований. Цей комплекс умов повинен включати в себе в достатній, але не надлишковій кількості усі подільні ресурси та забезпечувати потреби організму в неподільних абіотичних та біотичних факторах. Управління біопродукцією не можна уявити без розуміння динамічного характеру зв'язку організмів зі своїм довкіллям. Той екологічний фон, що підтримує високий рівень біопродукційного процесу на даній фазі росту та розвитку живих істот, вже недостатній на наступних фазах. Фактори, що необхідні для приросту маси тіла особин, не збігаються з факторами, що забезпечують розмноження та збільшення чисельності рослин або тварин.

Тема 18

БІОМИ (6 год)

1. Поняття про біоми.
2. Класифікація основних природних екосистем світу.
3. Ареали. Їх межі та розміри.
4. Закономірності розподілу рослинних угруповань
5. Релікти та реліктові ареали
6. Ендемізм та вікаризм
7. Флористичне районування

1. Поняття про біоми

Екосистеми, що є в сучасній біосфері, належать до двох основних категорій. По–перше, це природні екосистеми, що виникають та існують незалежно від людини, та, по–друге, штучні антропогенні екосистеми, які, як, наприклад, посіви, створюються людиною. Важко не помітити, що всі природні екосистеми зараз у тій чи іншій мірі змінені під впливом господарської діяльності людини.

Природні екосистеми досить різноманітні. Але за спільністю основних структурних ознак, особливостями функціонування, характеру потоку енергії та кругообігу речовин, їх можна об'єднати в декілька основних типів. Практично при виділенні типів екосистем перш за все базуються на ознаках біоценозів. У цьому випадку все різноманіття екосистем світу можна звести до 15 основних типів.

Ці типи часто називають біомами. **Біоми** – це великі регіональні одиниці розчленування біосфери, що мають специфічну фауну та флору, які пристосувалися до певних ґрунтово–кліматичних умов та сумісного життя. Найбільш важливими для біосфери є біоми лісів та різних типів злакової рослинності.

Екосистеми суходолу

1. Тундра
2. Шпилькові ліси помірної зони
3. Листяні ліси помірної зони

4. Степи
5. Тропічна та субтропічна злакова рослинність
6. Савана
7. Пустеля
8. Вічнозелений тропічний дощовий ліс
9. Болота
10. Луки
- Екосистеми водойм
11. Стоячі водойми: озера та ставки
12. Екосистеми текучої води: ріки та ручаї
13. Екосистеми відкритого океану
14. Естуарії
15. Екосистеми континентального шельфу

2. Закономірності розподілу рослинних спільнот

Розподілення рослинних біомів на Землі, залежить від багатьох факторів. В першу чергу воно залежить від кліматичних змін в тому числі світлового режиму, за направлення від екватора до полюсів, воно змінюється в залежності від місця знаходження відносно берегів континенту, а також від особливостей гірських порід, підстилаючи поверхонь, що визначають співіснування рослинних спільнот в кожній окремій ділянці тієї чи іншої зони. Зміна рослинного покриву від екватора до полюсів (по рівнинах) носить назву широтна зональність, а зміна рослинного покриву від підніжжя гір до їх вершин – висотна (вертикальна) зональність.

В рослинному покриві земної кулі прийнято розрізняти зональну, інтразональну та екстра зональну рослинність. ***Зональною рослинністю*** називають рослинні спільноти, що розвиваються в плакорних умовах. Термін плакор введений видатним російським геоботаніком Н.Висоцьким, і означає – добре дренований водороздільний покрив з ґрунтом середнього механічного складу, здебільшого легко суглинистого чи супіщаного. Загальну рослинність іноді називають кліматично обумовлено, оскільки її основні особливості визначаються характером місцевого клімату, саме завдяки загальній

рослинності стає можливим виділити рослинні зони. Зоною прийнято називати більш менш обширну територію, на якій поширений один і той же тип зональної рослинності. *Інтразональною рослинністю* прийнято називати таку, яку розвивається в нетипових для даної зони умовах (наприклад, на надто зволжених ґрунтах), разом з тим не утворюють своєї окремої зони. Інтразональна рослинність може бути у всіх зонах землі, або лише в деяких з них. До інтразональних відносяться болота, заливні луки, спільноти мангрів, рослинність піщаних ґрунтів, рослинність крейдових і вапнякових оголень, делювіальних шлейфів тощо.

І нарешті третій тип рослинності – *екстразональна* – це така рослинність, яка в певних зонах пов’язана з плакорами і в ній існує як окрема зона. Прикладом її є – невеликі ділянки степу в лісовій зоні, які розвиваються на схилах південної експозиції, ці степові ділянки знаходяться за межами „своїх” зони.

З усього розглянутого випливає, що зональна рослинність являє собою основну, а інтра– і екстра зональна рослинність зустрічається у вигляді своєрідних вкраплень, пов’язана з якимись особливими умовами середовища. В 1921 році В.Л.Комаров висунув ідею про меридіальну зональність під якою він розумів закономірності в розподілі океанічних і континентальних флор, які на материку Євразії розташовані меридіально обмеженими ділянками. Вчений запропонував схрестити Гумбольдові широтні зони, яких всього сім з меридіальними, в результаті отримали 42 флористичні округи, кожен зі своїм кліматом, ґрунтом і своїми ендемізмами.

3. Межі та розміри ареалів

Термін ареал походить від латинського слова *area* – площа, простір. В біологічній літературі під *географічним ареалом* – *areageographika* – розуміють простір на поверхні Землі (або в акваторії), який займає який небудь вид рослин (тварин). Звичайно ж, можна говорити про ареал не лише окремих видів, але й більш великих систематичних груп (таксонів), які їх об’єднують. Можна викреслювати ареали також і рослинних угруповань, наприклад площ поширення степів, різних типів лісів, луків, пустель тощо. Вчення про ареал, а

інакше ареологія, ставить своєю задачею – вивчити області поширення (ареали) конкретних систематичних одиниць флори чи рослинності. Цю науку останнім часом іменують хорологією.

Межі розповсюдження видів визначаються комплексом причин. Серед них до числа непереборних перешкод розповсюдження належать, насамперед механічні: гірські хребти, водні простори, пустелі. Клімат також невід’ємна частина формування розповсюдження видів.

Протягом тривалого часу, впритул до XIX століття, вважалось, що кліматичні межі ареалів визначаються лише температурою. В наш час з’ясовано, що кліматичну межу ареалів встановлює вплив двох факторів – температури та вологості. Межі ареолу встановлюються сукупністю факторів, серед яких окрім кліматичних виділяються ґрунтові умови, біотичні (конкуренція з іншими рослинами). Іноді виділяють історичні межі ареалу, які сформувались в окремі геологічні періоди та не можуть бути пояснені сучасними причинами. Межі ареолу, що визначаються екологічними факторами, в тому числі біотичними (наприклад, наявність конкурентних видів чи відсутність симбіотичного компоненту), як правило подвижні. В одних випадках межі ареолу розширюються, в інших скорочуються. В першому випадку мають місце прогресуючі, тобто ростучі ареоли, а в другому – редукуючі. Вивчення змін цих меж в історичній перспективі – одна з перших задач історичної географії. Слід підкреслити, що межі ареалу по всій своїй протяжності визначаються різними факторами. На одних відрізках межі, наприклад, південній, може бути засолення ґрунту та дефіцит вологи, на північній – дефіцит тепла, тоді як на західному чи східному відрізку просування виду обмежується еколого–ценотична обстановка. Таким чином обмежуючи фактори, по іншому екстремальна обстановка на різних відрізках межі ареолу буває, як правило, різна. А отже і популяція виду, яка формується під впливом екстремальних обставин буде якісно різною. В різних напрямках буде розвиватися і процес адаптації – мікроеволюції. Вище сказане має важливе практичне значення в розробці стратегії мобілізації природних рослинних ресурсів: кормових, лікарських тощо. На межах ареолу сконцентровані найбільш контрастні популяції як структурно–фізіологічними, так і за

біохімічними властивостями. Отже, різноманітний матеріал для роботи селекціонерів по створенню сортів потрібно добувати саме на контрастних, по екології, ділянках ареалу, на його межах.

Щойно розглянутий приклад цілком співпадає з дарвінівською міграційною концепцією. За Ч.Дарвіном, вид, що виникнув будь де, починає розселятися в різних напрямках, безпосередньо за всіма радіусами. На шляху розселення його популяція зустрічається з новими екологічними умовами, в тому числі й біоцентричними та вступає з ними в певні взаємовідносини, нерідко й антагоністичні: за відношенням до компонентів (видів) фітоценозів – конкуренти. Це й викликає процес адаптаційних змін – макроеволюцію.

Величина ареалу залежить не лише від вище названих об'єктивних причин. Нерідко важливу роль грають і суб'єктивні погляди дослідника, його відношення до поняття біологічного виду. Справа в тому, що одні вчені – флористи та систематики розуміють вид крупно, в масштабі ліннеєвських видів (ліннеонів); інші – у вузькому, конкретному, в масштабі жорданонів. Жорданон внутрішньовидовий таксон, введений Г.Дефрізом та названий в честь французького ботаніка А.Жордана, який отримав відомість тим, що в межах одного виду, а саме крупка весняна (рід *Draba*, родина *Brassicaceae*), описав 200 дрібних досліджуваних форм, які було запропоновано розглядати в ранзі видів.

Діапазон ареалів за величиною дуже великий. З одного боку, відомі види, розповсюджені на всіх континентах світу, звісно окрім Антарктиди. Такі види називають космополітами (від грец. – космос – всесвіт, політес – громадянин). Цей термін біогеографію ввів А.Декандоль (1855). Він же й привів список рослин космополітів.

До рослин космополітів належать бур'яни. Прикладом їх можуть бути: дрібнолистовик канадський (*Eregina cadensis*), грицики (*Capsella bursa-pastoris*), мятлик однорічний (*Poa annua*) тощо. Однією з головних причин цього є те, що бур'яни розвиваються на порушених місцеперебуваннях, де різко послаблена конкуренція між рослинами, до того ж бур'яни досить невимогливі до середовища існування.

Водні рослини також відносяться до космополітних, пояснюється це тим, що вони ніколи не відчувають нестачі вологи та мало залежать від кліматичних

умов, добре проживають в різних кліматичних зонах. Крім того вони швидко розселяються по території, оскільки їх насіння, плоди та вегетативні органи легко розносяться водою. Прикладом є ряд рясок (*Lemna*) зокрема ряска мала (*Lemna minor*), а також елодея канадська (*Elodea canadensis*).

Космополітичні таксони формують відповідно і космополітичні ареали. Вони є антиподами ендемічних ареалів. Ендемічний ареал – це незначна область поширення якого–небудь таксона.

Співвідношення (%) космополітизму в світі рослин зростає пропорційно з підвищенням рангу систематичних груп. Так, співвідношення космополітних і некосмополітних видів набагато менше, ніж співвідношення їх у родів. Таке ж співвідношення космополітних сімейств перевищує число їх у родових груп.

Крім того, відомо багато видів рослин, ареали яких надзвичайно малі. Прикладом може бути мамонтове дерево, або секвойядендрон гігантський (*Sequoiadendron giganteum*), область його поширення – невеликий район південно–західної частини Північної Америки.

Рекордно малий ареал мають середньоіндійський вид підзведскія семерічника (*Niedzvedskia semiretchenskia*) та сибірський вид мегаденія Бардунова (*Megadenia bardunovi*). Найближчі родичі цих видів знаходяться в тропіках. На сході Європи, в Криму, незначний за площею, ареал займає сосна Станківича (*Pinus stankeviczii*), а на Кавказі – сосна ельдарська (*Pinus eldaria*).

Мініатюрні ареали мають, як правило, давні ендемічні види – памоендеми (від грец. ен – всередині та демос – стріла). На відміну від памоендемічних видів, які представлені синнеонами, виділяються неоендеміки молоді види, зазвичай жорданони.

4. Типи ареалів, способи зображення ареалів

Будь–який з існуючих ареалів виду (роду, сімейства) або рослинного угруповання має свій вік, свою структуру та свою особливу історію розвитку. До того ж, оскільки біологічні особливості різних видів різноманітні, різні і темпи розвитку їх ареалів. Просторовий розвиток, тобто збільшення площі ареалів, пов'язано з чисельним збільшенням представників виду, їх реакцією на

умови навколишнього середовища, заселенням нових екологічних ніш – місцеперебування.

Більшість видів покритонасінних сформувалися вже у верхньому крейдяному періоді та палеогені, тобто близько 80 – 120 мільйонів років тому. Тобто, ареали видів та надвидових таксонів пристосувалися до значних змін у зв'язку з змінами клімату та інших умов життя. Зіставляючи ознаки структури видів рослин та екологічно–географічну її дислокацію, можна отримати достовірні дані, по–перше, про направлення та хід еволюції видів, та по–друге, про історичний розвиток ареалів цих видів.

В межах ареалу вид, як правило, не заселяє повністю всю площу. Оскільки на певній площі можуть бути нехарактерні для даного виду едафічні умови. В зв'язку з цим виникло поняття про топографію виду, тобто дислокації та густоту розселення їх представників в залежності від умов в межах ареалу: хімізм ґрунту, його вологості, взаємовідносин з іншими видами фауни та флори, рельєфу місцевості та інше.

Вище названі фактори слід мати на увазі при визначенні двох типів ареалів – суцільний та розірваний, по іншому переривчастий чи диз'юнктивний (від лат. диз'юнкція – роз'єднання).

Суцільні ареали характеризуються обов'язковим заселенням особинами виду характерних для нього місцеперебування на всьому просторі ареалу. Так, вид клюкви, як правило присутні на болотах північної лісової зони. І все ж в межах суцільного ареалу через ряд різних причин окремі характерні даному виду місцезнаходження можуть бути і незаселені його представниками. Ще більш яскравим прикладом вибіркової зустрічності виду в межах величезного ареалу є тросик *Phragmites communis*. Його зарослі зустрічаються лише по берегах річок, озер та боліт на територіях з високим стоянням ґрунтових вод. В місцезнаходженнях де ґрунтові води знаходяться глибоко, наприклад на водорозділах, тросика немає. Вивчення, розповсюдження – топографії популяції всередині ареалу в залежності від місця проживання – завдання екологічної географії. Приклад суцільного ареалу демонструє сосна сибірська (*Pinus sibirica*) та ялина сибірська (*Picea obovata*).

Одним з типів суцільного ареалу є стрічковий, коли сукупність місцезнаходження виду має форму стрічки. Подібні випадки зустрічаються наприклад, в тих рослинах, які розташовані на піщаних наносах великих річок. В якості прикладу можна назвати підбіл (від роду *Patasites*).

На відміну від суцільних переривчастий ареал характеризується суттєво великим просторовим роз'єднанням окремих його ділянок. В таких випадках зв'язок між популяціями виду неможливий. Розчленованість окремих двох – трьох ділянок наскільки велика, що розз'єднання їх шляхом природного розповсюдження неможливе. Величина розз'єднаних ділянок буває різна. Одна з них може бути великою, решта дрібними. Роздільність окремих ділянок ареалу викликана історичними причинами (вимирання виду в деяких частинах ареалу, зниження ділянок суші, переміщення материків, вплив льодовика та таке інше), а не впливом людства. Оскільки, згідно сучасними даними види виникають в якій–небудь одній місцевості, первинний ареал повинен бути суцільним, роз'єднаний ареал, відповідно, явище вторинне.

Один із яскравих прикладів переривчастого ареалу – дерева шведського (*Samolus peridumenu ігувшгь*). Ареал даного виду, належить до приморських країн помірного та арктичного клімату, складається з двох ділянок: північно–західна Європа та північно–східна частина Північної Америки та далекий схід Азії та північно–західна частина Америки. Приведемо приклад можливих з'єднань ареалів.

1) Арктоальпійське (види, представлені в Альпах, в горах Середньої та Південної Європи, а з іншого боку в активній області старого та нового світу): верба травяниста (*Salix herbacea*), ломонос альпійський (*Clematis alpine*), смолівка безстебельна (*Silene acaulis*), василисник альпійський (*Thalictrum alpinus*) та інші.

2) Європа та Північна Америка (види представлені ділянками ареалу в Старому та Новому Світі): Лобелія Дортмана (*Lobelia Dortmannis*), осока жовта (*Corex flava*), плаун заливний (*Lisopodium Inundatum*) та інші.

3) Диз'юнкція Крим – Закавказзя – Середня Азія має загальновідомий вид – пізнецвіт тінистий (*cachicum umbrosum*).

Багато видів мають диз'юнкції меж широкі – „Місцевого масштабу”. Так один із видів володушки на території Євразії росте на трьох роз'єднаних ділянках, а саме на Уралі, в Курській та Воронежській областях та в Карпатах.

Крім того ареали видів не лишаються незмінними на протязі тривалого часу. Їх площа в одних випадках розширюється, а в інших – скорочується. Спочатку, в момент свого виникнення, вид часто має незначний за площею ареал (первинний ареал). Потім, якщо умови середовища благо приємні, відбувається розселення виду і ареал поступово розширюється. В результаті вид досягає своїх границь розповсюдження, ареал перестає суттєво збільшуватися в площі та його межі більш–менш стабілізуються.

Однак ареали можуть переносити і зворотні, регресивні зміни, зменшуватись в площі. Це відбувається в наслідок змін навколишнього середовища в несприятливому для виду напрямленні (наприклад охолодження чи посушливості клімату). В кінечному результаті від колись обширного ареалу може лишитися невелика його частка. Такі ареали називаються *реліктовими*. Прикладами реліктових рослин можуть бути два види тюльпанового дерева.

Зміна ареалів в часі зводиться не лише до розширення чи скорочення, але може й змінюватися його форма. Іноді обширний суцільний ареал стає розділений на декілька окремих ізольованих частин. Часто це властиво ареалам роду (одні види роду займаються одну частину ареалу, інші – іншу). Так ареал роду магнолія складається з двох частин, одна з яких розташовується в Північній Америці, а інша – в Південно–Східній Азії. Існує роз'єднання ареалів в більш обмеженому масштабів, в межах одного континенту. Наприклад, ареал роду джексона поширеного в Австралії частина ареалу знаходиться на заході материка, частина – на сході.

Причини диз'юнкції доволі різні. В деяких випадках первинний суцільний ареал міг бути пізніше розділений на частини внаслідок розходження континентів. Саме цим можна пояснити, наприклад, диз'юнкції в сімействі протейних (частина видів в Австралії, частина в Південній Африці, частина в Південній Америці). На початку 20 століття А.Вегенер висунув теорію дрейфу материків. В наш час на зміну їй прийшла глобальна теорія плит, згідно з якою

горизонтальне переміщення материків обумовлене рухом тектонічних плит, що утворюють основу континентів та дна океанів.

Інша можлива та не менш глобальна причина дез'юнкції – катастрофічні для рослин зміни природного середовища (газоутворення, морські трансгресії, зледеніння та ін.). певне значення мають і міграції (переселення) рослин під впливом несприятливих умов, наприклад, різкого похолодання клімату. Міграції, які відбуваються лише в одному напрямку, зазвичай не призводять до розриву ареалу, і від лишається суцільним. Встановити причини роз'єднання ареалів не завжди легко. Дез'юнкції нерідко виникають під впливом комплексу причин.

А тепер розглянемо способи зображення ареалів. Отже, існує декілька способів зображення ареалів рослин на географічних картах. Один з найбільш розповсюджених способів – *контурний*. В даному разі, обводять на картах межі ареалу, в результаті отримують контур певної величини та форми. Другий поширений спосіб – *значковий*. При цьому способі на карту наносять особливими значками (зазвичай крапками), всі відомі місцезнаходження виду. Також можливе сполучення цих способів, коли зображують як межу ареалу, так і окремі місцезнаходження. Менш розповсюджений *сіточковий* (растровий) спосіб. В цьому випадку на карту наносять сітку квадратів (або користуються готовим бланком). Величина квадрату залежить від масштабу карти та може коливатися в межах від 50*50 км до 5*5км. Якщо на території охопленої квадратом, є одне або декілька місцезнаходження певної рослини, в центрі квадрату ставиться одна велика крапка. В кінцевому результаті одні квадрати лишаються пустими, в інших стоїть крапка. Даний спосіб зображення має ряд переваг. Він потребує менших зусиль, карту ареалу можна обробляти за допомогою ЕОМ.

5. Релікти та реліктові ареали

Біогеографи називають релікти (від латинського реліктум – залишок) організми організація яких не відповідає сучасним умовам навколишнього середовища. Вважається, що такі організми (рослини та тварини) є залишками флори та фауни минулих геологічних періодів, які збереглися в непритаманних

для них умовах життя; перш за все найбільшу роль відіграє клімат. Тому через це реліктам характерне загальне зниження життєдіяльності, що призводить до чисельного зменшення особин та редукції ареалів.

Релікти характеризуються архаїчними рисами морфолого–фізіологічної організації. Часто вони витіснені з місця знаходження, де рослинний покрив не замкнутий, а тому ослаблена конкуренція між ними. Ареали реліктів можуть бути розірвані. Це спостерігається у випадках, коли в геологічному минулому таксон мав широке поширення. А в наш час в різних регіонах землі лишилися лише невеликі його осередки. Реліктам не рідко загрожує повне вимирання. Слід згадати, наприклад гінкго (*Ginkgo biloba*) та метасеквойю (*Metasequoia glaberrima*). Гінкго, за даними палеоботаніків в мезозойську еру (близько 180 млн.років тому) був розповсюджений навколо Північного полюсу – циркумполярно. В наш час збереглися лише невеликі осередки цього дерева в країнах Середньої Азії (Японія, Китай), лише через піклування людини. Тепер гінкго представлений в більшості ботанічних садів світу. В країнах з мусонним кліматом воно входить в склад озеленених парків міста (наприклад, м.Вашингтон).

На протязі тривалого часу метасеквойю вважали викопним видом. Несподівано в 1944 році китайські ботаніки знайшли цей світ в „живому світі” (провінція Сичуань та Хубей) на висоті від 700 – 1350 м). Тепер метасеквойя чудова за декоративними даними, листопадна та швидкоростуча хвойна рослина, її можна зустріти в більшості ботанічних садів світу, в тому числі й в Україні. Так, в дендропарку „Софіївка” (м.Умань, Черкаська область) чудово ростуть ці два реліктових дерева.

Реліктами можуть бути не лише окремі види. Але й цілі асоціації (біоценози), наприклад неогенові ліси Талиша, в складі яких цілий ряд реліктових видів. Також відомий гай піцунської сосни на узбережжі абхазької Колхиди.

Поняття „палеоендеміки” та „релікти” зазвичай співпадають. Так, палеогенові види, які рідко зустрічаються (азалія жовта, сосна крейдяна та ін.) одні ботаніки вважають реліктами, інші – палеоендеміками. І все ж релікти більш загальне поняття. Суть релікта в тому, що поряд з рідкісністю він

характеризується редукцією в просторі, ізольованим розташуванням в системі – відсутністю близьких і навіть поодиноких живих родичів.

Вивчення реліктів, як і палеоекдеміків має першочергове значення для вивчення історії та походження флор світу. Релікти розрізняють за віком:

мезозойські, третинні та післяльодовикові. Звичайно ж, що на історію флор проливають яскраве світло найдавніші релікти.

6. Ендемізм та викаризм

Серед видів рослин є такі, ареал яких обмежений лише яким–небудь певним регіоном та поза ним він ніде більш не зустрічається в дикому стані. Подібні рослини називають *ендемічними* або *ендемами*. Можна говорити, наприклад, про ендеми Криму, Середньої Азії, Кавказу, Австралії тощо. Ендемічними можуть бути не лише види, але й інші таксони (роди й сімейства).

Деякі райони Землі багаті на едеми, а деякі бідні, в деяких ендеми відсутні взагалі. Особлива велика роль ендемічних рослин у флорі давніх морських островів. Так, у флорі Нової Зеландії існує близько 75 % ендемічних видів. Давні острови особливо багаті ендемами з тієї причини, що їх рослинний світ на протязі досить довгого часу був повністю ізольований і ніякого обміну рослинами не відбувалося, і вже ж звичайно їх території не піддавалися згубному впливу людства. В цих умовах на островах в ході еволюції виникли нові види. На ряду з цим тут могли зберегтися і деякі рослини, які на решті території земної кулі вже вимерли. Порівняно великий відсоток ендемічних рослин у високих поясах давніх гірських систем (альпійських та субальпійських). Причина цього явища – відсутність обміну рослинністю з навколишніми рівнинними територіями. Високогір'я подібні до островів в океанах, їх флора ізольована. В гірських системах більш молодого віку ендемів значно менше.

Серед ендемічних рослин розрізняють два типи – палеоендеми та неоендеми. Палеоендеми являють собою дуже давні рослини, які вимерли вже до нашого часу майже всюди та збереглися тільки на невеликих територіях (мамонтове дерево, болотний кипарис). Неоендеми – це навпаки молоді види. Їх ареал обмежений по тій причині. Що вони ще не встигли достатньо широко

розповсюдитись по Землі. Прикладом неоендемів можуть бути деякі види первоцвіту, дзвіночків, крупки, які з'явилися на Кавказі.

При вивченні просторового взаєморозташування ареалів, слід зупинитися на ареалах видів з тісними родинними зв'язками, котрі заміщують один одного в різних еколого–географічних ситуаціях. Такі види називають викаруючими (від латинського викариус – заміщуючий), або кореспондуючими. Викаруючими називають види та інші таксони. Які мало відрізняються за морфологічними ознаками, але територіально роз'єднані. Кожен таксон займає свою особливу територію. В якості прикладу можна назвати два види сосни, які поширені в Північній Америці (*pinus strobes* та *pinus monticola*). За морфологічними ознаками вони доволі схожі, та географічне поширення їх зовсім різне. Ареал першого виду розташований в східній частині континенту, другого – в західній.

Причину викарування слід шукати в історії формування флори Північної Америки, в геологічному минулому. В крейдяному періоді цей континент внаслідок морської трансгресії став розділеним на дві частини разом з ареалом одного з видів сосни. В кожній з цих ізольованих частин вид еволюціонував в

декількох різних напрямках. В результаті сформувалися два нових родинних види, що займають різні частини ареалу першочергового виду.

Нерідко, крім географічного (хорологічного) викарування існує і екологічне. В цих умовах різні види пристосовані до різних екологічних умов. Прикладом екологічного викаризму можуть бути альпійські види рододендрона: рододендрон жорстковолосий заміщує на вапняному субстраті близький до нього *R.ferrugineum*.

Викаруючі ареали можуть бути контактуючими чи розділеними. Прикладом розділених ареалів є:

1) осика *Populus tremula* (в країнах з помірним кліматом Євразії) та *Populus tremuloides* (Північна Америка);

2) маслина європейська *Olea europea* – Східне та Західне Середземномор'я; ареал заміщуючого виду трохи південніше – в горах Африки (нагір'я Акаггар, плато Тассилин – Адожар та ін.).

Можна говорити не лише про заміщуючі види, але й про внутрішньовидові таксони. З іншого боку, вікаруючими бувають і роди і сімейства. Хоча, в цьому випадку вони частіше за все мають реліктовий характер та явно роз'єднані ареали. Поняття про вікаруючі ареали іноді розуміють широко, вікаруючі і заміщуючі один одного не лише генетично споріднені таксони, але й життєві форми: мексиканські кактуси, африканські молочаї. У випадках коли вікаризм заснований на конвергенції, говорять про помилковий вікаризм (від латинського конверго – наближення, схожість).

Просторове взаєморозміщення ареалів вікаруючих видів з достатньою повнотою представив відомий польський ботанік І.Пачоський. Він виділив 8 основних типів взаєморозміщення в просторі заміщуючі видів:

1. Спільне
2. Вкраплене
3. Налягаюче
4. Суміжне
5. Обумовлене двічі прилягаюче
6. Обумовлене розділене
7. Обумовлене розділене із взаємними вкрапленнями
8. Обумовлене черезполосне.

Нажаль, вивчаючи вікаруючі види та ареали ми не завжди знаємо який з них першочерговий, основний, а який похідний, справді заміщуючий. Важко встановити, наприклад, звідки йшла експансія видів „кедровий” сосен. Це та багато інших питань покликана вивчати історична географія рослин.

7. Флористичне районування

В основу поділу земної кулі на флористичні області покладено генетичні зв'язки між групами рослин (родинами, родами) та їх ареалами. Сучасну флору землі поділяють на 7 флористичних областей: Голарктичну, Палеотропічну, Неотропічну, Австралійську, Капську, Антарктичну, Океанічну. Розглянемо кожен з них окремо.

І ГОЛАРКТИЧНА ОБЛАСТЬ

Це найбільша флористична область, вона займає більш як половину всієї суші. У цю область входить уся Європа з усіма північними островами, майже вся Азія (за винятком Індостану, Індокитаю, Філіппінських островів, Малайського архіпелагу та прилеглих островів, північна частина Африки до південної межі Сахари, майже вся Північна Америка з Гренландією та іншими північними островами (за винятком значної частини Мексики).

Отже, Голарктична область розташована майже суцільним кільцем у позатропічній частині північної півкулі. В цілому флора різних частин Голарктичної області настільки подібна, що деякі вчені припускають, що в минулому Північна Америка була з'єднана з Євразією. За теорією Вегенера це було до антропогенового періоду, до горизонтального переміщення материків. Флора Голарктики походить від так званої арктотретинної флори, яка була багатшою за сучасну. Були поширені численні секвойї, болотяні кипариси, криптомерії, тюльпанне дерево, магнолії, катальпи, горіхи, численні дуби, клени.

Тепер у Голарктиці поширені букові, березові, вербові, жовтецеві, гвоздикові, лободові, хрестоцвіті, розоцвіті, зонтичні, ранникові, складноцвіті, осокові, злакові та ряд інших.

Немає або майже немає таких тропічних родин, як саговникові, казуарінові, кактусові, анонові, непентесові, геснерієві, бігنونієві, каннові, пальмові.

Голарктична область займає величезну площу з різноманітними рельєфом і кліматом, тому її розбирають на ряд підобластей. Звичайно їх виділяють десять.

1. А р к т и ч н а п і д о б л а с т ь розташована вона циркумполярно (від лат. *circus* – коло) і займає найбільш північну частину Голарктичної області. Це

— тундра, для якої характерні *кущові верби* і *берези*, кущики з родини вересових

— *брусниця*, *касіоне*, *голубиш*, з розоцвітих – *дріада*.

Дуже поширені *осоки*, злаки – *тонконіг*, *мітлиця*, *жовтецеві*, *хрестоцвіті*, з розоцвітих – *перстачі* (*Potentilla*), численні *мохи*, *лишайники*..

Особливо поширена тундра в Північній Америці, де вона доходить до 52° північної широти, тобто майже до широти Курська. А на острові Ньюфаундленд південна межа тундри знаходиться на 48° північної широти, тобто на широті Кривого Рога.

Для тундри характерний короткий вегетаційний період – в середньому близько двох місяців. Річних опадів – від 250 до 500 мм.

Панують багаторічні рослини, які часто утворюють подушкові форми. Поширені *осоки* (*Carex rigida*, *C. rupestris*, *C. incurva*), *злаки* (*Poa Arctagrostis*, *Agrostis*, *Trisetum*) тощо. Нерідко зустрічаються зарості *пушиці* (*Eriophorum Scheuchzeri*). Часто зустрічаються полярні види *анемон* (*Anemone*), *жовтецю* (*Ranunculus*), *ломикаменю* (*Saxifraga*), *опіади* (*Druas*), *маків* (*Paraver*) та інші рослини з характерними квітками переважно яскравих кольорів, але без запаху. Нерідко є суцільні покриви з лишайників, по долинах річок зустрічаються карликові верби, карликові берези та інші кущі. Північноамериканська лісотундра вклинюється у тундрову зону, місцями навіть доходить до берегів Північного Льодовитого океану. Межа між тундрою і лісотундрою дуже хвиляста, нерівна. До північної межі лісу в Північній Америці доходять ялини. Невисокі кострубаті *ялини* – *сиза*, *канадська* і *маріана* (*Picea glauca*, *P. canadensis*, *P. Mariana*), *берези* (*Betula papyrifera*) і *осика* (*Populus tremuloides*) з домішками *верб* (*Salix Bichardsenii*, *S. glauca*) створюють рідколісся, характерне для північноамериканської лісотундри. Про те, що ліс насувається на тундру, свідчать такі факти: межа між тундрою і лісотундрою різка, але неправильна і не пов'язується з жодним із сучасних факторів (температурою, кількістю опадів тощо); ялини на межі лісу ростуть відносно добре і плодоносять. Дані пилкового аналізу боліт свідчать про відносно недавню появу ялини.

Для тундрової зони СРСР характерні низькорослі *верби* (*Salix polaris*, *S. reticulata*, *S. reptans*, *S. Glausa* та ін.), *карликові берези* заввишки до 1 м (*Betula nana*, *B. exilis*). Поширені дерновинні *злаки* – *біловус*, *щучник*, *вівсянниця*, *тонконіг*. В окремих місцях зустрічаються яскраво квітучі *незабудки*, *жовтеці*, *фіалки*, *крупки*, *валеріана* та інші рослини з яскравими квітками.

З лишайників характерні *лишайник ісландський*, різні види *оленячого лишайника* (*Cladonia rangiferina* та ін.). Поширені *мохи* з родів *Aulacomnium*, *Dicranum*, *Drepanocladus*, *Hylocomium*.

2. Є в р о – с и б і р с ь к а підобласть. Це підобласть лісів, які найбільш поширені в межах Євросібири. Вона займає всю середню Європу й Азію, починаючи з північної частини Піренейського півострова, і більшу частину Італії. Для підобласті характерні деревні породи з голонасінних: *сосна*, *ялина*, *смерека*, *модрина*, з покритонасінних – *дуб*, *бук*, *клен*, *граб*. Флора налічує близько 1200 видів. Природна рослинність, особливо в західноєвропейській частині підобласті, місцями майже зовсім не збереглася, її дуже змінила людина.

У Західній Європі найбільш поширені широколисті ліси з *дуба*, *бука*, *клена*, *ясена*, *липи*.. Хвойних лісів найбільш на території Євросібири.

Північну межу лісів утворюють на Кольському півострові *береза* (*Betula tortuosa*), між Печорою й Уралом – *ялина* та *модрина сибірська*, далі до Хатанги – *модрина сибірська* і на схід від Хатанги – *модрина даурська*. До хвойних порід на півдні підобласті домішуються листяні породи – утворюються мішані ліси, а далі на південь – широколисті. Широколисті ліси, поширені в Європі, доходять до Уралу, а далі з'являються лише на Далекому Сході.

У Сибіру з широколистих порід зустрічається лише *липа*.

3. К и т а й с ь к о – я п о н с ь к а підобласть. Займає південний схід Азії, Японію, південну частину о. Сахаліну, Приморський край, Північно-східний Китай, півострів Корею, південно-східну частину Індокитаю і східну частину Гімалаїв.

Опадів випадає 500–1500 мм на рік, основна частина їх припадає на літо.

У зв'язку з тим що в підобласті не було зледеніння, у складі рослинності збереглися представники давньої флори, як дерево *гінкго*, *метасеквойя*, відома лікарська рослина *жень-шень* (*Panax ginseng*).

Спостерігається поступовий перехід від субтропічної флори лісів до лісів помірної зони.

Китайсько-японська підобласть є батьківщиною багатьох культурних рослин – *проса*, *гречки*, *абрикоса*, *персика*, *сливи*, *цитрусових* та численних декоративних рослин, і насамперед – *хризантем*.

4. П о н т и ч н о – ц е н т р а л ь н о а з і а т с ь к а підобласть. Займає рівнини Угорщини, півдня Європейської частини СРСР, степові простори Західного Сибіру, середньоазіатську частину СРСР, півострів Малу Азію, територію Ірану, Монголії і Тибетське нагір'я.

Для підобласті характерні степи і пустині. Панують представники родин лободових, тамариксових. З інших родин характерні такі роди, як *астрагал* (*Astragalus*), *кандим* (*Calligonum*), *волошка* (*Centaurea*), *ковила* (*Stipa*), *цибуля* (*Allium*), *тюльпан* (*Tulipa*), *півники* (*Jris*).

Тут знаходиться середньоазіатський центр поширення *м'якої пшениці*, *гороху*, *сочевиці*, *чини*, *бавовника* і передньоазіатський (у горах Туреччини та Ірану) центр поширення ряду видів *пшениці*, *аличі*, *черешні*, *мигдалю*, *айви*, *винограду*.

5. С е р е д з е м н о м о р с ь к а п і д о б л а с т ь. Займає більшу частину Піренейського півострова, південну частину Франції, узбережжя Апеннінського і Балканського півостровів (майже всю Грецію), Південний берег Криму, узбережжя Малої Азії, Сирію, узбережжя Єгипту, Алжіру, Марокко та всі острови Середземного моря.

Для клімату характерне сухе жарке літо, м'яка волога зима. У флорі багато вічнозелених видів. Вегетація триває протягом усього року, тому є чимало видів, які цвітуть узимку.

Поширені *сосни* (*Pinus pinea*, *P. halepensis*, *P. pinaster*), *вічнозелені дуби* (*Quercus ilex*, *Q. coccifera*), *маслина* (*Olea europaea*), *лавр* (*Laurus nobilis*), *мирт* (*Myrtus communis*), *олеандр* (*Nerium oleander*), *рускус* (*Ruscus*), *суничне дерево* (*Arbutus unedo*), *листопадні – їстівний каштан* (*Castanea sativa*) і *платан* (*Platanus orientalis*).

Навесні цвіте багато цибулинних рослин – *тюльпани*, *півники*, *нарциси*, *підсніжники*.. Улітку розвиваються численні представники родин губоцвітих, зонтичних і складноцвітих. Це – центр поширення *маслини*, яка з давнього часу введена в культуру.

6. П і в н і ч н о а ф р и к а н с ь к о – і н д і й с ь к а підобласть. Займає всю північну Африку на північ від 15°–18° північної широти, крім Середземноморського узбережжя, майже увесь Аравійський півострів,

Месопотамську низовину, прибережні райони Ірану й Індії, пустині вздовж р. Інд.

Опадів випадає близько 200 мм. Це підобласть пустинь і напівпустинь. Флора досить бідна. Зустрічаються види *тамарикси*, *акації*, злаки— *арістида*, *просо африканське*. В оазисах і по долинах річок вирощують культурні рослини, особливо фінікову пальму.

7. М а к р о н е з і й с ь к а підобласть. Охоплює острови Канарські, Азорські, Зеленого Мису і о. Мадейру. Клімат м'який, дуже рівномірний протягом року.

Флора підобласті перехідна між середземноморською і африкано— троячною. Тут зустрічаються середземноморські види — *суничне дерево*, *лавр благородний*..

Типовими для під області є канадська *фінікова пальма*(*Phoenix canariensis*) і *драконове дерево*(*Diasaena draco*).

8. П і в н і ч н о а м е р и к а н с ь к а а т л а н т и ч н а підобласть. Займає східну частину Північної Америки (на схід від Міссісіпі), майже всю територію півостровів Флоріда і Лабрадор, усю південну частину Канади та південну частину штата Аляска. Панують деревні породи. Крім *дубів*, *бука*, *клена*, *берези*, *тополі*, *верби*, *сосни*, *ялини*, *смереки*, *модрини*, тут зустрічаються численні представники з родини *горіхових* і *магнолієвих*. Характерні *болотяний кипарис* (*Taxodium distichum*), *тсуга*, *секвойя*, *псевдотсуга* та ін.

У підобласті можна виділити такі райони:

Центральноканадські ліси. Займають більшу частину Провінції Альберта, центральну частину Саскачевану і південно—західну частину штату Міннесота (США). Клімат суворий, континентальний. Кількість опадів близько 600 мм. Ліс представлений деревами заввишки 15—30 м і має відносно невелику видову різноманітність. Звичайними є *ялини Маріана* і *сиза* (*Picea Mariana*, *P. glauca*), *смерека бальзамінна* (*Abies balsamea*), *модрина* (*Larix laricina*), *сосна Банкса* (*Pimes Banksiana*) та *осика* (*Populus tremuloides*).

Східноканадські ліси. Охоплюють більшу частину провінції Онтаріо, Квебек та західну частину о. Ньюфаундленд. Річних опадів — від 600 до 1300

мм. Характерні для району високостовбурні ліси із *сосни смолистої* (*Pinus resinosa*) і *тсуґи канадської* (*Tsuga canadensis*). Саме з цього району увійшли в культуру *смерека бальзамічна* (*Abies balsamea*) і *сосна веймутова* (*Pinus strobus*).

Район східних мішаних лісів займає південну, більшу частину області Великих озер, долину р. Св. Лаврентія та північну частину Аппалачських гір. Річних опадів випадає від 625 до 1270 мм..

У північній частині району в першому ярусі панують хвойні, переважно *сосна* (*Pinus Banksiana*). У південних районах домішуються листяні породи – *дуби* (*Quercus rubens*, *Q. alba*), *береза* (*Betula papyrifera*). Найхарактернішими деревами району є *клен цукровий* (*Acer saccharum*) і *береза жовта* (*Betula lutea*).

Аппалачські гори (США). В основному вкриті широколистими лісами. Річна кількість опадів – від 1000 до 1250 мм, місцями в горах – близько 2000 мм. Тут добре виявлена вертикальна поясність. Для нижнього поясу характерні широколисті листопадні ліси. Головними породами, що утворюють ліс, є *каштан* (*Castanea dentata*), *дуб кошенільний* (*Quercus coccinia*) і *тюльпанне дерево* (*Liriodendron tulipifera*). Поширені ліани. *виноград* (*Vitis*), *виноград дикий* (*Parthenocissus*) та ін.

Вище розташовані мішані ліси з *кленом цукровим* (*Acer saccharum*) і *березою жовтою* (*Beluta lutea*). Крім того, поширені *ялина* (*Picea Mariana*), *тсуґа* (*Tsuga canadensis*, *T. caroliniana*), *смерека* (*Abies balsamea*), *граб* (*Carpinus caroliniana*), *бук* (*Fagus grandifolia*). Ще вище мішаний ліс переходить у хвойний. Тут головними є *ялина* (*Picea Mariana*), *смерека* (*Abies balsamea*, *A. Fraseri*). Вище межі лісу поширені зарості з *рододендрона* (*Rhododendron catawbiense*), *вільхи зеленої* (*Alnus viridis*) та луки.

На захід і південний схід від Аппалачських гір розташовані район дубів і район південно–східних борів.

В межі району поширення дубу входять частина територій штатів Вісконсін, Мічіган, Огайо, Іллінойс, Арканзас, повністю – території штатів

Індіана і Міссурі. Тут поширені дубові ліси з *дуба червоного* (*Quercus rubrum*), *чорного* (*Q. velutina*), *білого* (*Q. macrocarpa*), *великоплідного* (*Q. macrocarpa*), *гікори* (*Hicoria ovada*) та *пекану* (*Hicoria pecan*).

Південно–східні бори поширені на південній приморській низовині (західна частина штатів Техас, Луїзіана, південна частина штатів Міссісіпі, Алабама, Джорджія).

Тут по вододілах панують бори з *сосни* (*Pinus taeda*), що утворює рідкі дерево стани [3].

9. П і в н і ч н о а м е р и к а н с ь к а підобласть прерій. Займає смугу внутрішньої частини Північної Америки з північного заходу (від 60° північної широти) на південний схід.

Клімат континентальний, зима холодна. Опадів випадає 500–700 мм на рік, з них понад 80%– улітку. Для флори прерій характерні злаки – *трава Грама* (*Bouteloua hirsuta*), *бізонова трава* (*Buchloe dactyloides*), *бородач* (*Andropogon*), *тонконіг* (*Koeleria*), багато дводольних.

Виділяють високотравну, або лучну, прерію. Вона займає південно–східну частину провінції Альберта, смугу в південній половині провінції Саскачеван, південно–західну частину провінції Манітоба, східну частину штатів Дакота і Міннесота, Айова, більшу частину Небрас–ка, Іллінойс, Арканзас, північно–західну частину Міссурі, північно–західну половину штату Оклахоми.

Це північна прерія з відносно великою кількістю опадів – 635–914 мм. Для неї характерні численні багаторічні злаки. Навесні високотравна прерія має вигляд барвистого квітника, бо до складу густого зімкнутого трав'янистого покриву входять численні красивоквітучі рослини (*Astragalus crassicaarpus*, *Phlox plosa*, *Sisurinchium angustifolium*, *Viola pedata*, *Tradescantia virginiana*) тощо.

У кінці літа спостерігається сухий період. Раніше в цей час прерія часто горіла. Саме цими пожежами більшість американських ботаніків пояснює відсутність там деревної рослинності. Тепер, з припиненням пожеж, у прерії дерева добре ростуть. Низькотравна прерія розташована на захід від високо–

травної прерії до Скелястих гір. Річна кількість опадів 300–550 мм. Більша їх частина випадає перед самим початком та під час вегетаційного періоду.

У північній частині панує *трава Грама*, у південній – *бізонова трава*. Трава Грама – це злак заввишки до 45 см, бізонова трава має висоту 10 – 30 см.

У західних штатах – Вашингтон, Орегон, Каліфорнія, частково в Айдахо, Монтані, Неваді, Арізоні, Нью–Мексіко, Колорадо і Юті поширені сухі прерії. Опадів випадає 254–635 мм. Домінують *ковила* (*Stipa setigera*, *S. emineus*), *кинець* (*Koeleria cristata*), *тонконіг* (*Poa seabrella*).

У штатах Техас, Арізона поширені злакові напівпустині з досить зрідженим рослинним покривом.

З флори прерії введені в культуру такі декоративні рослини, як багаторічні *айстри* (*Aster*), *рудбекія* (*Rudbekia*), *нагідки* (*Calendula*). Більшу частину території прерії тепер використовують під посіви пшениці й кукурудзи.

10. **Західна північноамериканська** підобласть. Займає західне узбережжя Північної Америки від Аляски до Каліфорнії і в глиб країни до Скелястих гір.

Для флори підобласті характерні численні хвойні породи. Крім родів, спільних з європейськими (*сосна*, *ялина*), але представлених численними видами, тут поширені й ендемічні роди, наприклад такі, як *псевдотсуга*, *кипарисовик* (*Chamaecyparis*), *секвойя*. Секвойя, псевдотсуга введені в культуру. Звідси походять і добре відомі декоративні рослини – *лобелія*, *годеція*, *кореопис*.

II. ПАЛЕОТРОПІЧНА ОБЛАСТЬ

Займає Африку на південь від Північного тропіка (за винятком невеликої південно–західної частини), південно–західну частину Аравійського півострова, півострови Індостан і Індокитай, Південний Китай, Філіппінські острови, Індонезію, о. Нову Гвінею, Нову Зеландію, острови Фіджі, Самоа та ін.

Панують тропічні родини – бегонієві, миртові, геснерієві, бігنونієві, пальмові.

Поширені: *пальма винна* (*Raphia vinifera*), *пальма олійна* (*Elaeis guineensis*), кілька видів *кофе*, *фікуси*, у саванах Африки – *баобаби*. злаки – *арістида*, *жито багаторічне* (*Secale africanum*).

Власне палеотропічними є родини *непентусових* (*Nepenthaceae*) і *панданусових* (*Pandanaceae*); тут немає таких неотропічних родин, як бромелієві, каннові, майже немає кактусових. У флорі області є багато спільного з індійською.

Флора області надзвичайно багата. Так, в Індії налічується близько 21 тис. видів, на острові Калімантан – понад 11 тис. видів.

III. НЕОТРОПІЧНА ОБЛАСТЬ

Охоплює майже всю Мексику, Центральну Америку з Антільськими островами, південну частину півострова Флоріда та частину Південної Америки до 40° південної широти. Флора області надзвичайно багата. Так, на півдні Мексики налічується близько 7 тис. видів, на о. Куба – понад 7 тис, у Бразилії – понад 40 тис. видів.

Чисто американськими є такі родини, як *кактусові*, *бромелієві* (*Bromeliaceae*), *каннові* (*Cannaceae*), *красолеві* (*Tropaealaceae*).

1. Ц е н т р а л ь н о а м е р и к а н с ь к а підобласть. Займає майже всю Мексику, крім гір, що належать до Голарктики. Клімат надзвичайно посушливий. Типові кактуси і такі роди, як *агава* (*Agave*) і *юкка* (*Yucca*). Саме тут знаходиться центр походження таких культурних рослин, як *кукурудза*, *шоколадне дерево*, *бавовник*, *агава* та ін.

2. Т р о п і ч н а підобласть. Займає Центральну Америку, Антільські острови і всю Південну Америку до 40° південної широти, крім Анд.

Тут панують вологі тропічні ліси – гілеї.

Поширені родина *бромелієвих* (*Bromeliaceae*), *красолевих* (*Tropaeolaceae*) та інші, з окремих родів – *хінне дерево* (*Cinchona*), *жоржина* (*Dahlia*), *арахіс*, *дерево какао*.

3. Підобласть А н д. Тягнеться по західному узбережжю вздовж усього південноамериканського материка. Оскільки вона охоплює і Анди, то вся підобласть за флорою досить різноманітна.

На східних схилах Анд поширені вологі тропічні ліси, на західних – буває рослинність пустинного характеру. В Андах знаходиться центр походження таких культурних рослин, як *картопля*, *ананас*, *тютюн*, *арахіс*.

IV. АВСТРАЛІЙСЬКА ОБЛАСТЬ

Охоплює материк Австралію і о. Тасманію. Флора Австралії має понад 12 тис. видів, з яких понад 74% —ендемічні.

Поширені родина *протейних* (*Proteaceae*), *миртові* (*Myrtaseae*), багато *акацій* (*Acacia*), близько 500 видів (ендемічні для Австралії) з роду *евкаліпт* (*Eucalyptus*).

V. КАПСЬКА ОБЛАСТЬ

Хоч і займає невелику частину південно—західної Африки, але має надзвичайно багату і своєрідну флору. Характерна бідністю на деревні види. Поширено понад 450 видів кущів з роду *верес* (*Erica*), представники з родин *протейних* (*Proteaceae*), *кислицевих* (*Oxalidaseae*), *амарилісових* (*Amaryllidaceae*)..

Флора Капської області дала такі декоративні рослини, як *вереси*, *пеларгонія*, або *герань* (*Pelargonium*), чимало лілійних (зокрема, *гладіолуси*, *алое*) та *амарилісові*.

VI. АНТАРКТИЧНА ОБЛАСТЬ

Займає південну частину материка Південна Америка (Патагонію, крайню південну частину Чілі), о. Вогняна Земля, острови Антарктики.

Флора досить бідна. Так, на о. Вогняна Земля налічується 615 видів. Спільним з Новою Зеландією є *бук південний* (*Nothofagus*).

В Антарктиці знайдений лише один представник квіткових рослин.

VII. ОКЕАНІЧНА ОБЛАСТЬ

Охоплює всі океани світу. Цілком зрозуміло, що така велика область повинна ділитися на підобласті, але це питання мало вивчене.

В основному панують морські водорості: в тропічній частині *червоні й бурі водорості* (*Sargassum*), у північній — роди *фукус* (*Fucus*), *ламінарія* (*Laminaria*) та багато інших.

З квіткових поширено не більш як 30 видів, переважно з порядку *болотникових* (*Helobiae*).

Тема 19

БІОМИ. ЛІСИ ПОМІРНОГО ПОЯСУ

Змішані та листяні ліси помірної зони. Екосистеми цього виду поширені на південь від зони тайги. Вони охоплюють майже всю Європу, простягаються більш чи менш широкою смугою в Євразії, добре виражені в Китаї. Є ліси такого типу й в Америці.

Кліматичні умови в зоні листяних лісів більш м'якші, ніж в зоні тайги. Зимовий період триває не більше 4 – 6 місяців, літо тепле. На рік випадає 700 – 1500 мм опадів. Ґрунти підзолисті.

Листовий опад сягає 2–10 тонн/га на рік. Він активно залучається до гуміфікації та мінералізації. Тому ґрунти листяних лісів більш багаті на гумус та мінеральні речовини, ніж ґрунти у тайзі. У фауні ґрунтових фітофагів переважають дощові черв'яки, але й чимало нематод, ківсяків, багатоніжок, кліщів–орібатід.

Для екосистем, утворених листопадними породами, характерний різко контрастний режим освітленості. Взимку та напровесні, коли дерева та чагарники стоять без листя, освітленість на рівні ґрунту висока; влітку, навпаки, затінення стає досить високим. Це призводить до появи у листяних лісів особливої синузії весняних ефемероїдів, їхня активна життєдіяльність проходить ранньою весною, коли температура вже підвищилася, але дерева ще не встигли одягнутися у листя.

Різноманіття видів дерев та чагарників в зоні листяних лісів дуже велике. В Європі можна виділити три основні зони за переважаючими лісоутворюючими породами. У Західній Європі переважають ліси дуба черешчатого з домішками сосни, берези, вільхи, осики та клену. У Центральній Європі ліси утворені буком європейським, грабом та липою. На західному узбережжі Європи у Франції та Великій Британії більш поширені дуб черешчатий та дуб скелястий, граб.

Ярусна структура листяних та змішаних лісів більш складна, ніж тайги. Верхній ярус утворюють великі високорослі дерева, часто є і другий ярус деревостою, добре розвинутий також ярус чагарників. У ньому найчастіше зустрічається ліщина, вовче лико, жимолость, калина та горобина. При утворенні розрідженого верхнього ярусу сильно розростається травостій із конвалії, яглиці, зеленчуку, копитняку та осоки. Моховий покрив звичайно розвинутий досить слабо внаслідок пригнічення його росту великим листовим опадом. Найбільш складну будову мають ліси Білорусі та Правобережної України.

Тваринне населення екосистем листяних лісів досить різноманітне. Характерна наявність великих рослиноїдних видів ссавців: благородного оленя, лося, бізона. Типовим для листяних лісів є кабан. У змішаних та листяних лісах живе велика кількість видів птахів. Це сойки, дубоніс, дятли та сови. Частина їх належить до фітофагів, інші – до хижаків. Велика кількість видів харчується насінням, плодами та бруньками. Група комахоїдних птахів представлена дроздами, мухоловками, кропив'янками, вівчариками та синицями.

Хижаки представлені бурим ведмедем, риссю, вовком, росомахою, лисицею. Деякі птахи та ссавці мігрують на зиму в більш південні місця, де менше снігу та легше здобути їжу.

У групі лісових комах багато ксилофагів, що харчуються живою та мертвою деревиною. Є комахи, що пристосувалися поїдати листки (наприклад, дубова листовійка). Часто зустрічаються богомоли та цикади. У ґрунті є багато видів ризофагів: дротяники – личинки жуків–коваликів та личинки пластиновусих жуків і особливо хрущів. Серед комах чимало хижих форм: туруни, хижі кліщі та багатоніжки, оси–наїзники та ін. У цілому для екосистем змішаних та листяних лісів характерні складні трофічні мережі.

Запаси біомаси в листяних лісах становлять 400 – 500 тонн/га при річній продуктивності в 10 – 50 тонн/га. На долю зоомаси припадає до 1 тонни/га, що перевищує цей показник в усіх інших біомах суходолу.

Південний кордон поширення листяних лісів визначає дефіцит вологи та засолення ґрунту. Тут ліси поступово переходять у лісостеп, а далі у степи.

Екосистеми листяних та змішаних лісів розташовані в найбільш сприятливому кліматі, де здавна оселялася людина. Це привело до того, що величезні масиви таких лісів були вирублені. У середньому вже втрачено більше 3/4 площі змішаних та листяних лісів помірної зони. У США 3/4 таких лісів вирубано, в Китаї – 90%. У лісах, що збереглися, спостерігається збідніння флори та фауни. У Північній Америці повністю знищений мандрівний голуб, майже зник бізон. У той же час збільшення площ галявин та зріджування деревостою стало причиною проникнення до лісів степових видів тварин: зайців, хом'яків, куріпок, польового жайворонка, ховраха та куниці.

Зона Полісся

Українське Полісся простягається із заходу на схід на 757 км а з півночі на південь – на 375 км. Це величезна рівнинна територія, оточена з півдня і півночі нагір'ям заввишки 200–300 н. р. м., з якого беруть початок численні річки. Їхні долини сла(врізаються в поверхню, береги низькі, заплави місцями розширюються і заболочуються. Ще від часів Київської Русі Полісся уявляють як край дрімучі лісів, що чергуються з луками, болотами, пісками.

Лісова рослинність займає площу понад 8 млн. га: на сосно ліси припадає 57% цієї площі, дубові – 21, березові – 10, вільхові 6%. На відміну від геоботаніків, які використовують синтаксономічні одиниці: тип лісової рослинності (лісовий), клас формац (світлохвойні, широколисті), група формацій (ліси з різних вид дуба, ялини, сосни), формації (сосни звичайного, кримської, берез бородавчастої, граба), групи асоціацій (сосново–лишайникові асоціація (сосново–чорницева), у лісівництві за П.С. Погребняко виділяють за трофністю: бори – А, які становлять оліготрофний ряд типів лісу, субори – В олігомезотрофний, судіброви – С, мезотрофний і дібровний – Д. Оліготрофний ряд А за зволоженням поділяється на 6 типів лісу: бори – A_0 сухі – A_1 , свіжі – A_2 , вологі – A_3 , мокрі – A_4 , болотні – A_5 .

Соснові ліси, або бори (А) утворені сосною звичайною (*Pinus sylvestris*), стрункі стовбури якої за оптимальних умов досягають І висоти 20–28 м. Соснові ліси є характерною ознакою поліського краєвиду. У їх складі виявляється одна формація сосни звичайної, у межах якої за геоморфологічною приуроченістю, трофністю та І видовим складом виділяють окремі групи асоціацій: сосново–лишайникову, або сосняки лишайникові, сосново–зеленомохову, і або сосняки зеленомошні, сосново–рунянкову, або сосняки довгомошні, сосново–сфагнову, або сосняки сфагнові, а за вологістю – сухі, свіжі, вологі, сирі і заболочені.

Сосново–лишайникові ліси, або сухі бори (А0–1) займають дюнні і горби зі слабопідзолистим ґрунтом і глибоким рівнем залягання ґрунтових вод. Соснові дерева низькорослі, покривлені, гіллясті, IV–V бонітету. Травостій розріджений, бідніший за видовим складом, одноманітний. У наземному покриві панують лишайники.

Сосново–зеленомохові ліси, або свіжі бори (А–2) дуже характерні для Полісся. Вони приурочені до схилів дюнних горбів із середньогумусованими дерново–підзолистими ґрунтами і неглибоким рівнем залягання ґрунтових вод. Сосна заввишки до 12–28 м, I–II бонітету. Чагарничково–трав'яний покрив рясніший і різноманітніший, ніж у сухих борах. У підліску трапляється рододендрон жовтий (*Rhododendron luteum*) – реліктова рослина, що збереглася з дольодовикового періоду в басейні Уборті та Південного Случа. У наземному покриві багато зелених мохів: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*.

Сосново–рунянкові ліси, або вологі бори (А–3) займають рівнинні ділянки й улоговини з періодичним надмірним зволоженням шерново–підзолисто–глейових ґрунтів. За таких умов ріст сосни [уповільнюється і продуктивність лісу знижується до III–IV бонітету. у чагарничково–трав'яному ярусі ростуть види гігроморфної [структури багно (*Ledum palustre*), лохина (*Vaccinium uliginosum*), Горниця (*V. myrtillus*), молінія (*Molinia caerulea*), мітлиця повзуча (*Agrostis stolonifera*), а в моховому покриві – політрихум звичайний (*Polytrichum commune*), тому їх часто називають довгомошними росняками.

Болотні сирі бори (А–4) зустрічаються на понижених ділянках з торф'янисто–глейовими ґрунтами з близьким РГВ. Деревостан IV–V бонітету. До сосни домішується подекуди береза пухнаста (*Betula pubescens*). В чагарниково–трав'яному ярусі ростуть багно болотне (*Ledum palustre*), лохина (*Vaccinium uliginosum*), пухівка піхвова (*Eriophorum vaginatum*), кунічник сіруватий (*Calamagrostis canescens*). Наземний моховий покрив створюють сфагни – гострокінцевий, гострий, болотний.

По окраїнах боліт з торфовими ґрунтами і поверхневим затопленням трапляються заболочені сосново–сфагнові ліси, або болотні бори. Деревостан V бонітету з суцільним сфагновим покривом, види якого відіграють роль едифікаторів і помітно пригнічують розвиток деревостану.

Сосново–дубові ліси, або субори (В) займають 45% площі Полісся. Ґрунти дерново–підзолисті супіщані, підстилаються мореновими відкладами. Деревостан двох'ярусний: сосна I–II бонітету утворює перший ярус, а дуб звичайний (*Quercus robur*) III бонітету – другий. У порушених суборах домінує, як правило, сосна, місцями – з участю берези. У підліску росте крушина ламка (*Frangula alnus*), бруслина бородавчаста (*Euonymus verrucosa*), бузина чорна (*Sambucus nigra*) і червона (*S. racemosa*). Травостій складають борові та дібровні види: брусниця (*Rhodococcum vitis-idaea*) буквиця (*Betonica officinalis*), чебрець (*Thymus*), смовдь гірська (*Peucedanum oreoselinum*).

В межах ареалу граба на Правобережному Поліссі, поширені грабово–дубово–соснові ліси, а на Лівобережжі – липово–дубово–соснові, або сугрудки (С).

Вони мають різноманітний видовий склад, складнішу будову і вищу продуктивність. Деревостан триярусний; перший ярус утворює сосна I бонітету, другий – дуб II бонітету, а третій – граб і клен на Правобережжі і – липа на Лівобережжі. У підліску дуже багато ліщини (*Corylus avellana*), бруслини бородавчастої (*Euonymus verrucosa*) та б. європейської (*E. europaеа*), в травостой – копитняка (*Asarum europaеum*), чорниці (*Vaccinium*), безщитника жіночого, орляка (*Pteridium aquil-inum*), зірочника лісового (*Stellaria holostea*),

медунки (*Pulmonaria*). У наземному покриві ростуть зелені мохи, а по зниженнях – де–не–де сфагнови.

Дубові ліси, або діброви (D) поширені мало. Розвиваючись на дерново–підзолистих ґрунтах і сірих опідзолених суглинкових з близьким рівнем залягання ґрунтових вод, вони мають рясний і різноманітний видовий склад. Деревостан одно– або двох'ярусний, утворений дубом звичайним (*Quercus robur*) III бонітет. До нього (дуба) домішується ясен (*Fraxinus*), в'яз (*Ulmus*), клен гостролистий (*Acer platanoides*). У підліску росте ліщина (*Corylus avellana*), бруслина європейська (*Euonymus europaea*). Травостій рясний, включає неморальні види конвалію (*Convallaria majalis*), ряет (*Corydalis*), медунку (*Pulmonaria*), анемону дібровну (*Anemone nemorosa*), а також ефемери.

У структурі лісової рослинності менше місце займають березові (10%) та вільхові (6%) ліси. Зрідка трапляються ділянки ялинових лісів, південна межа суцільного поширення яких проходить по території Білорусі.

Лучна рослинність представлена материковими і заплавними луками та пасовищами, на які приходить до 15% площі Поліської зони. *Материкові луки* за рельєфом та зволоженням поділяються на суходільні і низинні.

Суходільні луки, що виникли на місці зведених лісів, часто покриваються дуже поширеними низькопродуктивними і малоякісними біловусниками та мітличниками з пануванням мітлиці тонкої (*Agrostis tenuis*) і ксерофільним різнотрав'ям.

Низинні луки мають багатший і різноманітніший видовий склад, вищу продуктивність, хоча й низької кормової якості. Тут переважають дрібно– і великоосочники з осоками чорною (*Carex nigra*), просяною (*C. рапісса*), гострою (*C. acuta*), лисячою (*C. vulpina*) тощо.

Заплавні луки поширені в заплавах Дніпра, Десни, Прип'яті та їхніх численних приток. Щороку вони заливаються повеневими водами. Після спадання води на заплаві залишаються великозернисті (в прирусловій частині) і дрібнозернисті (в центральній та притерасній частинах) наноси, збагачені поживними речовинами, що й сприяє рясному розвитку лучної рослинності.

Характерною рисою заплавних лук Полісся є | заболоченість та значна участь у покритті угруповань торф'янистих (дернистощучникових) і, особливо, болотистих лук з домінуванням у травостої осоки гострої (*Carex acuta*), лепешняка плаваючого (*Glyceria fluitans*), тонконога болотного (*Poa palustris*) та мітлиці повзучої (*Agrostis stolonifera*). Значно поширені й справжні луки з костриці лучної (*Festuca pratensis*), тонконога лучного (*Poa pratensis*) та лисохвоста лучного (*Alopecurus pratensis*). У прирусловій частині великих і середніх річок трапляються остепнені луки з тонконога вузьколистого (*Poa angustifolia*), костриці борознистої (*Festuca rupicola*) і осоки ранньої (*Carex rostrata*).

Болотна рослинність займає значне місце в структурі рослинності Полісся. Саме тут зосереджено понад 70% боліт, котрі в [Україні створюють величезний меліоративний фонд. Здебільшого І це торфові болота. Зрідка трапляються мінеральні болота.

За рівнем водно-мінерального живлення рослинності, властивостями торфів і будовою торфовищ болота поділяються на низинні (евтрофні), перехідні (мезотрофні) і верхові (оліготрофні). На Поліссі найбільш поширені низинні болота, які утворилися в умовах багатого мінерального живлення. Їхній рослинний покрив рясний і різноманітний. В результаті його відмирання і неповного розкладу сформувалися низинні торфи і відповідні поклади. Малообводнені болота покривають лісові, а надмірно зволожені – трав'янисті і трав'яно-мохові (здебільшого осоково-гіпнові) угруповання. Значна участь гіпнових мохів у наземному покриві спричиняє зрідження травостою, зниження продуктивності угідь та до заболочення територій.

Мезотрофні болота є перехідним етапом у процесі їхнього розвитку від низинних до верхових. У рослинному покриві поєднуються види характерні для боліт евтрофного і оліготрофного типів. Поклади перехідні, складені перехідними видами торфу з помірною зольністю (4–6%). Тепер ці болота покриті сосново-сфагновими і сосново-березово-сфагновими лісовими і рідко-

лісними угрупованнями. Безлісні чагарниково–трав'яномохові і трав'яномохові угруповання мало поширені.

Верхові болота є характерним елементом ландшафту Центрального і Західного Полісся. Вони сформувалися в умовах бідного атмосферного живлення, внаслідок чого відкладені верхівкові торфи і торфові поклади мають низьку зольність і високу кислотність. Тому на них розвивається бідний рослинний покрив, у складі якого лісові та рідколісні, рідше безлісні рослинні угруповання. Типовими є сосново–чагарничково–сфагнові, сосно–вопухівково–сфагнові і сфагнові ценози. Характерною ознакою верхових боліт є суцільний сфагновий покрив, пригнічений розвиток сосни, рясність вічнозелених чагарничків – багна (*Ledum palustre*), андромеди (*Andromeda polifolia*), журавлини (*Oxycoccus*).

На території Полісся дуже поширені дюнні піщані горби, покриті специфічною псамофітною рослинністю. Вона представлена різнотравними і злаковими (переважно булавоносцевими і кунич–никовими) ценозами.

Лісостепова зона

Лісостеп простягається із заходу на схід більш, як на 1 000 км, а з півночі на південь понад 500 км. Рівнинний рельєф зони порушується лише відрогами Волино–Подільської височини (473 м н.р.м.), Дніпровськими терасами і Лівобережним плато з висотами 120–200 м н. р. м. Поверхню зони розчленовують також долини Дніпра, Дністра, Буга, Росі, Сіверського Дінця, Ворскли.

Клімат неоднорідний: середньорічна температура повітря на заході становить 7–8° С, середньорічна сума опадів – близько 700 мм. на сході – відповідно 6° С і 350–450 мм.

Лісостеп займає проміжне положення між Поліссям та Степом це позначилося на характері його природної рослинності. Її особливістю є поєднання флори степів та лісів. Незначне місце і належить лукам і болотам.

Лісова рослинність у структурі рослинності Лісостепу становить 24,9%. У її складі переважають діброви, менше – суборів, іорів та інших типів лісу.

Характерна ознака лісостепового ландшафту – діброви, які тривають схили ярів і підвищення з еродованими чорноземними ґрунтами. Сучасні діброви в Україні займають понад 50%. Вони представлені чисто дубовими і змішаними грабово–дубовими (на Правобережжі) та дубовими і дубово–кленово–липовими (на Лівобережжі) лісами. В сухих дібровах деревостан III–IV, у свіжих – II бонітету. На Правобережжі перший ярус утворюють дуб (звичайний (*Quercus robur*), ясен високий (*Fraxinus excelsior*), явір *Acer pseudoplatanus*), а другий – граб (*Carpinus betulus*), клен гостролистий (*Acer platanoides*), к. польовий (*A. campestre*); на Лівобережжі – відповідно дуб (*Quercus robur*) і клен остролистий (*A. platanoides*) та липа серцелиста (*Tiliacordata*). У підліску ростуть ліщина (*Corylus avellana*), бруслина (*Euonymus*), вишина (*Swidasanguinea*), часом терен (*Prunus spinosa*). Трав'яний ряс добре розвинений і різноманітний за видовим складом. Тут ростуть копитняк (*Asarum europaeum*), купина (*Polygonatum*), ірочник лісовий (*Stellaria holostea*), осока волосиста (*Carex pillosa*), підмаренник запашний (*Galium odoratum*).

Обмежене поширення мають чисті діброви, утворені на сході і здебільше звичайним (*Quercus robur*), а в південно–західній частині, в іасейні Дністра – скельним дубом (*Q. petraea*) з домішкою ясеня *Fraxinus excelsior*), береста (*Ulmus carpiniifolia*), клена польового к. *campestre*), а на сході – з домішкою граба (*Carpinus betulus*) і лука (*Fagus sylvatica*) – на заході. У травостой присутні осока феська (*Carex toptapa*), кузоніжка лісова (*Brachypodium sylvatica*), онвалія (*Convallaria majalis*), тонконіг гайовий (*Poa nemoralis*), опитняк (*Asarum europaeum*), фіалка запашна (*Viola odorata*).

Букові ліси з бука (*Fagus sylvatica*), або бучини, характерні для ослинності Карпат, але, опускаючись нижче і обминаючи східну та південно–східну межу суцільного поширення бука, вони трапляються островами і просуваються на схід до Збруча і далі, заходячи західні райони Північного Лісостепу.

Лісостепу властиві *лучні степи*, які поєднують ознаки лук і тепів. Тому тут часто трапляються різнотравно–ковилові, різно–рівно–типчакowo–ковилові, ти пчакowo–тонконогові, різнотравно–куничниково–стоколосові

угруповання, К. пірчаста (*S. pennata*) і к. вузьколисту (*S. tirsia*), типчак (*Festuca rupicola*), північностепове різнотрав' гадючник (*Filipendula*), шавлія лучна (*Salvia pratensis*) і ш. поникле (*S. nutans*), шолудивник чубатий (*Pedicularis comosa*).

Лучна рослинність у плакорних умовах трапляється на пониженнях терас великих і середніх річок. Це низинні мітлицеві кострицеві та покісницьві луки, які розвиваються на прісних засолених карбонатних ґрунтах.

У заплавах Дніпра, Ворскли, Росі, Псла та інших річок поширені заплавні луки. Тут в умовах перемінного водного режиму в прирусловій частині розвиваються вузьколистотонконогові ранньоосокові остепнені луки, в центральній – високопродуктивні лучнокострицеві, повзучопирійні, лучнолисохвостові справжні луки а на притерасі – воднолепешнякові, лисячоосокові і гостроосокові болотисті відміни.

Болота в Лісостепу займають лише 230 000 га. Типові низини болота, які за геоморфологічною приуроченістю належать до староруслових, прируслових, притерасних і долинних. В умовах близького залягання вапнякових і лесових карбонатних порі/: виникають алкалітрофні болота, покриті трав'яними, трав'яно-гіпновими ценозами, а в притерасі – вільховими. Особливістю алкалітрофних боліт є висококарбонатні торфи, які зовні схожі на туфи. У моховому покриві домінують гіпнові види – *Drepanocladus sendneri*, *D. aduncus*, *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon giganteum*. На пониженнях других терас Дніпра розвиваються перехідні трав'яно-мохові болота.

Водна рослинність властива природним і штучним водоймам. Типовими гідрофітами є стрілолист звичайний, очерет, комиш озерний, латаття жовте, рдесник блискучий, які є домінантами одноіменних гідрофільних фітоценозів, котрі, починаючи від корінного берега, утворюють окремі стадії екологічного ряду.

Тема 20

БІОМИ. СТЕПИ

Степові екосистеми формуються в помірному поясі в умовах посушливого клімату і тому мають внутрішньоконтинентальне розташування. Середньорічна температура дорівнює плюс 3 – 7,5° С. Опадів випадає на рік від 250 до 750 мм. Зволоження є головним фактором, що визначає розвиток рослинного покриву.

У Північній півкулі степова зона розташовується на південь від лісової та широкою смугою тягнеться в центрі Євразії. У місцях з океанічним типом клімату степи виклинюються та заміщуються іншими екосистемами. Аналогічне розташування мають степи і на Північно–Американському континенті (тут їх називають преріями). У Південній півкулі аналогом степів є пампа та злакові рослинні угруповання.

Ґрунти степів – це потужні чорноземи (тільки в південній частині їх замінюють бідні чорноземи та каштанові ґрунти). Підстилка завжди незначна, вона швидко гуміфікується. Але швидкість мінералізації тут низька. Це є причиною накопичення потужних шарів гумусу. Його тут в 5 – 10 разів більше, ніж в лісовій зоні. Корені рослин проникають у ґрунт на глибину до 2 м.

Рослинний покрив степів формується за рахунок багаторічних трав. Головним чином це злакові. Рослинному покриву степів характерна полідомінантність та багатоярусність травостою. Є в степах і чагарники та чагарнички (степовий мигдаль, таволга, терен, степова вишня), але суцільного ярусу вони не утворюють. Усі рослини степів несуть на собі ознаки пристосованості до недостатності вологозабезпечення. У них є опушення, восковий покрив на листках, глибокі кореневі системи. Своєрідною є життєва форма перекотиполе. Такі рослини (їх більше 10 видів) з настанням осені зломлюються на рівні ґрунту та, завдяки кулеподібній формі, переганяються вітром на значні відстані, постійно розсіюючи своє насіння. Степам характерне почергове цвітіння різних видів рослин, що проявляється в послідовній зміні аспектів. Протягом вегетаційного періоду їх буває 8–10. Видове різноманіття в степах досить значне, на 1 кв. м реєструється до 80 видів квіткових рослин.

У північних частинах степів переважають мезофітні крихкодернові та кореневищні злаки, в південних їх замінюють дерновинні. Північні степи іноді називають луговими, або ковилково–різнотравними. Тут звичайні ковила та типчаки, до складу різнотрав'я входять жовтецеві, свербіжниця підмаренник, перстач та шавлія. Південний степ завжди має переважну більшість злаків, які представлені різнотравно–типчаково–ковилковими, типча–ково–ковилковими та полинно–злаковими формаціями. Південним степам характерна синюзія ефемероїдів, що проходять основний життєвий цикл навесні, тобто в період найбільшої зволоженості. *П.Халтенорт* (1988) поділяє степові екосистеми на дві головні категорії: а) високотравні степи (розташовуються в місцях із річною кількістю опадів понад 300 мм та мають товстий горизонт гумусу); б) низькотравні степи (формуються в основному на каштанових ґрунтах та мають вміст гумусу 2 – 3%).

Тваринний світ сучасних степів сильно збіднений та фрагментований.

У нижніх ярусах степів травоїдні тварини представлені гризунами, що живляться насінням – це ховрахи та байбаки. Тут також поширені гризуни–ризофаги, що поїдають корені: кроти сліпаки. Вони переміщують величезні об'єми ґрунту в пошуках корму та створюють у степах особливий мікрорельєф. Існує в степах декілька видів рослиноїдних птахів з роду куроподібних (луговий тетерук, сіра куріпка, перепілка), а також жийворонки. Є тут і всеїдні птахи, наприклад, дрофа та хохітва. Хижі птахи представлені степовим орлом. Звичайні в степах гадюки, ящірки, степова черепаха. Степові птахи ряду видів віддають перевагу не польоту, а бігу. Так вони менш помітні для хижаків. У травостої проходить активне життя комах фітофагів та хижаків: сарани, цикад, пінявок, клопів, трипсів, метеликів.

Степи України зберігали багату фауну до 30–х років, але після колективізації та ліквідації меж суцільна оранка знищила місця мешкання багатьох видів тварин. Початкова цілина мала високе видове різноманіття тварин. Тут мешкали великі стада великих ссавців: дикі коні, антилопи, зубри, тури.

У зв'язку з чітко вираженою зміною літнього та зимового сезонів у ряду тварин спостерігається зимова сплячка.

Для північної частини степів, де вони переходять у лісостеп, характерне своєрідне спільне помешкання степових та типово лісових видів тварин. Тут поруч можна побачити білу куріпку та тушканчика, рись та дрофу, білку та ховраха. У лісостепу тварини звичайно люблять селитися та жити в лісі, а здобич шукати в степу. Така взаємо–проникність степових та лісових екосистем є додатковою ілюстрацією континуальності біосфери.

Біомаса степових екосистем помірної зони вимірюється в межах 10–150 тонн/га, в середньому – 50 тонн/га. Річна біопродукція дорівнює 5 – 30 тонн/га. На долю зоомаси припадає 10 – 50 кг/га. У різні роки біопродукція змінюється від 36 до 72 ц/га.

Висока родючість ґрунту степів та сприятливий клімат спричинили те, що степова зона стала найзручнішою для землеробства. Основна маса степових екосистем зараз повністю розорана.

На південь від Лісостепу до Чорного і Азовського морів та передгір'я Криму знаходиться Степова зона України, площа якої становить понад 20 млн. га. Це рівнинна територія, котра лише на заході розчленовується схилами Волино–Подільської та Придніпровської височини, а на сході – відрогами Донецького кряжа. Розчленуванню сприяє також мережа балок і долин Дніпра, Дністра, Сіверського Дінця, Південного Буга.

Ґрунотвірними породами є леси, лесовидні суглинки, алювіальні піски, на яких сформувалися звичайні і глибокі чорноземи (на півночі) та темно–каштанові ґрунти (на півдні). Тепер вони розорані.

Клімат континентальний. Середньомісячна температура липня становить на півночі 21–23° С, на півдні – 25–30° С, максимальна – 38–41° С, мінімальна – 19° С, інколи більше. Для розвитку рослин у Степу велике значення має волога, але тут її мало, середньорічна сума опадів становить 450 мм, на півдні – 200–250 мм.

В Степу переважає *культурна рослинність*: на агрофітоценози припадає 75% земельного фонду. Природна рослинність (лісова, степова, галофільна, псамофільна) залишилася тільки на непридатних для окультурнення землях.

Лісова рослинність поширена мало, що пояснюється сухістю клімату, дефіцитом вологи, засоленістю ґрунтів та інтенсивним вирубуванням їх. Ліси збереглися лише по берегах річок, верхів'ях і тальвегах балок, на крутосхилах. Тут вони захищають ґрунти від ерозії, а посіви – від суховіїв і пилових бур, регулюють водний режим річок, очищають повітря. Для Степової зони характерні вододільні та заплавні ліси. Значне місце посідають захисні лісосмуги та інші насадження.

Для північного Степу дуже характерні вододільні та схилові ліси (тут їх називають байрачними), котрі за своєю природою є дубовими перелісками, рідше суборевого і субдубровного типу. Крім дуба звичайного, в складі деревостану помітну роль відіграють берест, в'яз, ясен, сосна, які створюють берестово–ясеневі, в'язово–ясеневі та інші відміни. У підліску, складеному з ліщини, бруслини, терну, жостеру і липи, зростає участь ксерофільних видів. У трав'яному покриві поряд з типовими неморальними видами трапляються види степової екології (осока колхідська, кохія колхідська, чебрець Паласа, ковила волосиста).

У долинах великих і середніх річок зустрічаються ділянки заплавних осокових, в'язово–дубових, вербових та вільхових лісів.

Майже вся *лучна рослинність* степової зони зосереджена в заплавах річок. При руслові підвищення вкривають остепнені луки з костриці борознистої (*Festuca rupicola*) і свинорію пальчастого (*Cynodon dactylon*), вирівняні ділянки центральної заплави зайняті справжніми лучнотонконовими, повзучепирійними, звичайно бек–манієвими луками, а притерасні зниження – болотистими луками з осоки гострої (*Carex acuta*), очеретянки звичайної (*Phalaroides arundinaceae*), лепешняка плаваючого (*Glyceria fluitans*), очерету (*Phragmites*).

На вододільних просторах Степу між Дніпром і Південним Бугом, а також Дніпром і Молочною поширені поди – зниження різних розмірів, які весною після танення снігу перетворюються на своєрідні висихаючі озера. Поверхня подів в міру звільнення від води заростає рослинними

угрупованнями, розміщеними у вигляді концентричних смуг, які утворюють екологічні ряди. Найціннішими в кормовому відношенні є подові луки з тонконога вузьколистого (*Poa angustifolia*), костриці борознистої (*Festuca rupicola*), пирію подового (*Elytrigia Koeleriocris-tata*) тощо.

Справжні степи на Україні збереглися мало, хоча в минулому вони були дуже поширені. Для них характерне переважання ксерофільних дернинних злаків (60–90% загального покриття).

У північній частині зони поширені різнотравно–типчаково–ковиліові степи, вони розміщені на плакорах із звичайними чорноземними ґрунтами. В їхньому травостой переважають вузьколисті дернинні злаки: типчак, або костриця борозниста (*Festuca rupicola*), ковила волосиста (*Stipa capillata*), к. вузьколиста (*S. angustifolia*), к. червона (*S. rubra*), келерія (*Coelocleria*). Багато також ковили української (*S. ucrainica*), К. Лессінга (*S. lessingiana*). З бобових трапляються конюшина гірська (*Trifolium montanum*), К. альпійська (*T. alpestre*), люцерна румунська (*Medicago romanica*). Особливістю цих степів є строкате різнотрав'я горицвіта весняного (*Adonis vernalis*), синяка Попова (*Echium porovii*), бедринця ломиникаменевого (*Pimpinella saxifraga*), катрана татарського (*Crambe tatarica*), тюльпана Шренка (*Tulipaschrenkii*) тощо.

У північному Степу зустрічаються зарості степових чагарників – сливи степової (*Prunus stepposa*), карагани кушової (*Caragana fruticosa*), вишні степової (*Cerasus fruticosa*), мигдалю низького (*Amygdalus nana*), таволги (*Spiraea*). а на вапнякових відслоненнях, гранітах росте чимало ендемічних та реліктових видів. Цікавими об'єктами зростання рідкісних видів є унікальні місцезростання та заповідні ділянки Степу. До них належать крейдяні відслонення в долині Сіверського Дінця їх соснові ліси зі специфічної крейдяної сосни (*Pinus cretacea*), яка належить до пліоценових реліктів. Поруч із сосною ростуть такі ендемічні види, як сиренія Талієва (*Syrénia talijevii*), китятки крейдяні (*Polygala cretacea*), полин донський (*Artemisia tanaitica*), булатка червона (*Cephalanthus rubra*), деревій голий (*Achillea glaberrima*) тощо. Степи північного

багаторізнотравного типу в природному стані найповніше збереглися в заповідниках Хомутовський степ, Стрілецький степ, Кам'яні могили.

Типчаково–ковиліві стеги, або дернинно–злакові біднорізно–травні стеги поширені в південній частині зони, вони відзначаються переважанням ксерофільних видів, збідненням видового складу різнотрав'я, зрідженням травостою, збільшенням чисельності ефемерів і ефемероїдів. Ці стеги розвиваються на каштанових ґрунтах і південних чорноземах. У посушливих стегах переважають щільнодернинні ксерофільні злаки ковила Лессінга (*Stipa lessingiana*), к. українська (*S. ucrainica*), к. волосиста (*S. capillata*), костриця борозниста (*F. rupicola*), житняк гребінчастий (*Agropyron pectinatum*), келерія гребінчаста (*Koeleria cristata*), покриття яких становить 80–95%. За своєю природою вони належать до типчаково–ковилівих та ковилово–житнякових степів. У проміжках між дерниною ростуть види різнотрав'я кермексарептський (*Limonium sareptanum*), ферула східна (*Ferula orientalis*), роговик український (*Cerastium ucrainicum*), пижмо тисячолісте (*Tanacetum millefolium*), грудниця волохата (*Linosiris viliosa*), ряска тонколиста (*Ornithogalum*), тюльпани (*Tulipa*).

У причорноморській смузі та Присивашші на каштанових ґрунтах трапляються злаково–полинові стеги з домінуванням у рослинному покриві типчака (*Festuca ovina*), тирси (*Stipa*), житняка (*Agropyron*), полину сантонімського (*Artemisia santonica*), п. кримського (*A. taurica*). На солонцях типовими є кермеки (*Limonium*) і камфоросма (*Camphorosma*) інші види.

Галофільна рослинність у Степовій зоні займає значне місце. На ділянках морського узбережжя часто зустрічаються галофільні угруповання солонцю (*Salicornia*), содника (*Suaeda*), сарсазана шишкуватого (*Halocnemum strobilaceum*), які місцями утворюють майже чисті зарості з низькою видовою насиченістю.

На рівнинній частині Кримського півострова на південних чорноземах колись бул'и поширені типчаково–ковиліві стеги з бідним складом строкатого різнотрав'я, а далі на південь на звичайних чорноземних ґрунтах розвивались

мальовничі бага–торізнотравно–типчаково–ковилові степи, залишки яких збереглися лише на схилах балок.

Болота в Степу поширені мало. Найбільше з них – Кардашинське болото – займає понад 5000 га. Мінеральні, неторфові болота або болота з малопотужним шаром торфу поширені в плавнях на пониззі Дунаю, Дністра і Дніпра, де вони займають величезні площі. Їх покривають очеретяні або комишово–рогозово–очеретяні угруповання, які створюють величезну фітомасу.

Псамофітна рослинність є характерною ознакою південного Степу. На пониззі Дніпра понад 160 000 га займають піщані арени, покриті угрупованнями, котрі складаються з костриці борознистої (*Festuca rupicola*), ковили Іоанна (31: іраіопі5), келерії сизої (*Koeleria glauca*), колосняка китицевого (*Leymus racemosum*), полину піщового (*Artemisia arenarius*), житняка пухнастоквіткового (*Agropyron dasyanthum*). Останніми десятиріччями ці площі інтенсивно заліснюють.

Гідрофільна рослинність має інтразональний характер і близька до вже відомої для інших зон. Звичайними тут є стрілолист (*Sagittaria*), їжача голівка маленька (*Sparganium minimum*), глечики жовті (*Nuphar luteum*), латаття біле (*Nymphaea alba*), рдесник (*Potamogeton*), кушир (*Ceratophyllum*), водопериця тонка (*Myriophyllum*).

Бур'янова рослинність Степової зони різноманітна, її особливістю є поширення ксерофільних видів сухоребрика високого (*Sisymbrium altissimum*), різака звичайного (*Falcaria vulgaris*), волошки розлогої (*Centaurea diffusa*), кураю руського (*Salsola*), латуку татарського (*Lactuca tatarica*), мишію зеленого (*Setaria viridis*). Дуже небезпечними бур'янами тут є ценхрус якірцевий (*Cenchrus*), степовий гірчак звичайний (*Acroptilon repens*), амброзія полинолиста (*Ambrosia artemisiifolia*), вовчки (*Cuscuta*), повитиця (*Orobanche*), які завдають значної шкоди сільському господарству.

Тема 21

БІОМИ. ТРОПІЧНИЙ ДОЩОВИЙ ЛІС

Тропічні дощові ліси, що інколи називаються **гілеєю** або **джунглями**, формуються в умовах досить вологого та жаркого клімату. Сезонність тут не виражена і пори року розпізнаються за дощовим та відносно сухим періодами. Середня місячна температура цілорічно утримується на рівні 24° – 26° C та не опускається нижче плюс 18° C. Опадів випадає в межах 1800 – 2000 мм на рік. Відносна вологість повітря зазвичай перевищує 90%.

Тропічні дощові ліси займають площу, рівну 10 млн. кв. км. У фітомасі тропічного лісу утримується 40% всього зв'язаного вуглецю планети. Основні масиви таких лісів розміщені в басейні ріки Амазонки (Південна Америка), в басейні ріки Конго (Африка) та на південному сході Азії.

Грунти слаборозвинуті, бідні на поживні речовини внаслідок швидких процесів гуміфікації та мінералізації. Усі поживні речовини швидко перехоплюються коренями або вимиваються з ґрунту зливами. Корені рослин проникають у ґрунти не глибше 50 см. Такі ґрунти після вирубки лісу та сільськогосподарського використання швидко піддаються ерозії та втрачають родючість.

Загальною особливістю тропічного дощового лісу є надзвичайно велике розмаїття видів рослин та тварин. Тут представлено майже 50% світового генофонду рослин і 2/3 видів тварин планети. Так, в південноамериканських гілеях нараховується тільки дерев понад 3 тисячі видів. У середньому, за **Ф.Фіткау** (1988), на 1 га тропічного дощового лісу припадає 90 тисяч видів живих організмів. Майже всі рослини тут вічнозелені. Тривалість життя окремого листка складає 12–14 років, опадають вони поступово, і рослини завжди стоять вкриті листям. Частина листків має пристосування до всмоктування дощової води, інші, навпаки, пристосовані до швидкого стікання води з їхньої поверхні вздовж спеціальних жолобків та виростів.

Набір різних життєвих форм рослин дуже різноманітний. Тут представлені як карликові (2 – 3 м заввишки), так і гігантські (30 – 45 м і навіть до 70 м) форми. Трапляється багато різновидів ліан, стебла яких завдовжки

сягають інколи 240 м. Широко представлені епіфіти, що оселяються на стовбурах та гілках дерев. На епіфіти особливо багата Америка. Цвітіння рослин тропічного дощового лісу спостерігається протягом всього року.

Тропічні дощові ліси мають складну багаторясну структуру рослинного компоненту, яка впливає на ярусне розміщення тварин. На поверхню ґрунту потрапляє мало світла, воно перехоплюється верхніми ярусами, і тому трав'яний покрив зріджений або зовсім відсутній. Усе життя такого лісу зосереджене на верхніх ярусах.

Фауна тропічного дощового лісу також різноманітна. Тут багато видів комах, плазунів та птахів. Ссавці представлені значно менше, великих видів мало. Серед них трапляються дрібні олені, антилопи, тапіри. Переважають гризуни, що живляться рослинною їжею. У тропічному дощовому лісі є багато видів мавп. Особливого колориту екосистемам тропічного дощового лісу надають великі види

метеликів, терміти, мурахи. Тут є багато видів кліщів, тарганів, п'явок, ногохвісток, скорпіонів, павуків.

Трофічна мережа дощового лісу відрізняється великою складністю. Жива біомаса тропічного лісу складає 350 – 700 і навіть 1000 тонн/га, опадів – до 100 тонн. Тваринна біомаса сягає до 200 – 300 кг/га або 0,02% усієї біомаси. На долю хребетних припадає 13 – 20 кг/га. У цілому тут найбільша щільність біомаси на планеті. Екосистеми тропічного дощового лісу з важливими постачальниками газоподібного кисню: вони продукують його в кількості 30 тонн/га на рік. Поглинання вуглецю та виділення кисню в тропічних лісах зрівноважені.

Екосистеми тропічного дощового лісу при всій своїй складності досить крихкі і легко можуть бути зруйновані під впливом господарської діяльності людини. Найбільших збитків завдають вирубки цінних порід деревини, наприклад, червоного дерева, махогонії, білого кедра, бальси, ебенового дерева. Для лісозаготівлі та потреб перелогової системи землекористування щороку вирубається майже 7,1 млн. га лісу. Зокрема, в Африці початкова площа тропічного дощового лісу скоротилася більш як на 60%. Відновлення ж екосистем тропічного лісу йде поволі та вимагає десятків, якщо не сотень років.

Тема 22

БІОМИ. ТУНДРА. ТАЙГА

Екосистеми тундр розміщуються головним чином у Північній півкулі, на Євро–Азіатському та Північно–Американському континентах в районах, що межують з Північним Льодовитим океаном. Загальна площа, яку займають екосистеми тундр та лісотундри у світі, дорівнює 7 млн. км² (4,7% площі суходолу).

Клімат тундр дуже суворий. Середня добова температура вище 0° С спостерігається протягом 55 – 118 діб у рік. Вегетаційний період починається в червні та закінчується у вересні. Кількість опадів незначна – 200 – 400 мм на рік, але вологість ґрунту влітку досить висока внаслідок низького випаровування (на нього витрачається тільки 30% загальної кількості опадів) та наявності вічної мерзлоти. Суворість клімату тундри посилюють постійні сильні вітри, в зимовий період під їхнім впливом відмирають всі частини рослин, що розташовуються над поверхнею снігу. Тундри Євразії та Північної Америки дуже подібні між собою. Ареали багатьох видів рослин та тварин тундр охоплюють обидва континенти. Аналогічні кліматичні умови складаються у високогір'ї, де формуються гірські тундрові екосистеми, що схожі на зональні.

Рельєф поверхні тундри в основному рівний. Ґрунти слабо розвинуті, торфові та болотисті. Вони погано прогріваються і тому процеси гуміфікації та мінералізації йдуть в них повільно. Ґрунти завжди кислі і вміст гумусу в них не перевищує 1 – 2%.

Тундра безліса. В рослинному покриві переважають низькорослі чагарники – карликова берізка, приземисті види верби, чорниця, лохина та водяниця. Місцями ростуть осоки та пухівка. Основний фон рослинного покриву складають кущисті лишайники та мохи. Широко поширені види лишайників з родів *Cladonia* та *Cetraria*. До них належить відомий оленячий мох –ягель. Вищі рослини тундр звичайно представлені багаторічними видами, що

мають потовщені підземні частини з запасами поживних речовин, завдяки яким забезпечується раннє весняне відростання та швидке цвітіння. Ця особливість тундрових рослин дуже важлива в умовах короткого літа.

Тваринний світ екосистем тундр бідний. Його формування обмежує злидений запас рослинної їжі та суворість клімату. На зиму більшість мешканців тундри мігрує в лісову зону, птахи відлітають на південь. Постійними зимовими мешканцями тундри є невелика кількість видів: лемінги, деякі ховрахи, песці, полярна сова. У багатьох місцях ходи–нори лемінгів займають до 20% площі. *Б.А.Тихомиров* (1959) показав, що вони сприяють накопиченню на поверхні ґрунту рослинних залишків та надають поверхні ґрунту дрібнувато бугристого вигляду. Влітку життя тундр оживляє маса водоплавних птахів (гуси, казарки, качки, кулики), але вони включаються в тундрові трофічні ланцюги тільки частково, оскільки харчуються в основному на прибережних водоймах. Однак гуси та качки використовують в їжу до 50 – 80% рослинності тундри в місцях свого гніздування. Особливо сильно вони пошкоджують квіткові бруньки.

Постійними мешканцями тундри є північні олені. Але це кочові тварини. Вони залишають тундру на зимові місяці, коли з–під твердого снігового покриву вони не можуть здобувати собі ягель та мох – основну свою їжу. Середину літа північні олені проводять на узбережжі, де достатньо кормів та вітер відганяє кровосисних комах. Такий самий характер мають кочівлі і домашніх північних оленів. У результаті перевипасу оленями мохо–лишайникові тундри перетворюються в лугові з переважанням на них щучника та тонконога.

Хижаки тундри представлені совами, песцями, частково білим ведмедем. У цілому вони нечисленні. Чисельність хижаків в різні роки помітно змінюється, повторюючи відповідні зміни чисельності травоядних тварин, особливо лемінгів.

В ентомофауні тундр переважають справжні комарі та мошки. їхні личинки живляться відмерлими рослинними залишками, а дорослі форми – кровососи.

Ґрунтові тварини заселяють тільки поверхневі частини ґрунту. У деструкції органічної речовини в екосистемах тундри перше місце посідають не бактерії, а гриби.

У цілому вплив тварин на рослинний покрив тундр досить великий. На прикладі тундр добре помітна взаємозумовленість існування цих двох груп живих організмів.

Вона досить сильно спрощена та включає тільки основні форми, на прикладі яких можна прослідкувати основні трофічні ланцюги, що властиві цій екосистемі.

Первинна продуктивність екосистем тундр невелика та складає в середньому 140 г сухої органічної речовини на 1 м² в рік. Валова біологічна продуктивність в тундрах не перевищує 340 г/м² у рік. Запаси фітомаси коливаються від 0,1 до 100 тонн на гектар.

Тундрові екосистеми характеризуються крихкістю та вразливістю. Порушення цих екосистем зберігаються досить довго, відновлювальні процеси йдуть поволі.

Тайга. Тайгою називають шпилькові ліси, що широкою смугою простягаються на Євразійському та Північноамериканському континентах південніше лісотундри. Екосистеми тайги займають 13,4 млн. км², що становить 10% поверхні суходолу або 1/3 всієї лісовкритої території Земної кулі.

Для екосистем тайги характерна холодна зима, хоча літо досить тепле та тривале. Сума активних температур у тайзі становить 1200 – 2200°. Зимові морози сягають до –30° – –40° С. Опадів випадає від 300 до 1600 мм на рік. Ґрунтові процеси внаслідок тривалої зими йдуть мало активно, гуміфікація сповільнена. Ґрунти в основному підзолисті.

Деревостій у тайзі представлений ялиною сибірською або європейською, ялицею, соснами та модриною. У Північній Америці їх замінюють тсуга та псевдотсуга. Всі ці види в цілому маловибагливі щодо родючості ґрунту. Модрина переважає на сході Євразії, сосна тяжіє до сухих або заболочених ґрунтів. Для Земної Кулі екологічно важливі соснові ліси – вони займають друге місце після вологих тропічних лісів за продукцією газоподібного кисню в розрахунку на одиницю поверхні ґрунту.

Кореневі системи дерев, як правило, поверхневі (окрім сосни). Це робить тайгу нестійкою до посух та схильною до буреломів. Зімкнутість крон дерев висока і на землю проникає мало світла. Тому у тайзі слабо розвинуті підлісок та трав'яний покрив. Ґрунт вкритий зеленими мохами, а в більш вологих місцях – сфагнумом. На моховому покриві часто ростуть дрібні чагарнички – брусниця, чорниця, лохина та мучниця.

Після вирубок чи пожеж на місці шпилькового деревостою початкове оселяються дрібнолисті деревні породи – береза чи осика. Пізніше під їхнім покривом оселяються відновлені шпилькові породи, які з часом переростають та витісняють менш довговічні дрібнолисті види дерев. Такий тип відновлення шпилькового деревостою називають відновленням через заміну порід.

Фауна екосистем тайги більш багата, ніж тундри. Тут трапляється багато видів травоядних ссавців та рослиноїдних птахів. Типовими для тайги є бобри, лосі, білки, заєць-біляк, бурундуки, глухарі, тетеруки, рябчики. Важливим видом кормів є насіння шпилькових порід дерев» Ними харчується велика кількість видів гризунів та птахів. Врожаї насіння шпилькових порід досить сильно змінюється у різні роки, тому у тварин спостерігаються кочівлі, при яких в пошуках корму білки, шишкарі, горіхівки та інші тварини, що харчуються насінням, переміщуються на великі віддалі. Важливим джерелом корму в тайзі є бруньки дерев та чагарників. їх широко використовують в їжу снігурі, смєречники, омелюхи, вівсянки, тетеруки, глухарі та рябчики. Численні тут і комахи-фітофаги, зокрема ті, що живляться деревиною. На деревах поселяється велика кількість видів паразитичних та сапрофітних грибів. Є тут

також тварини ризо-фаги, що живляться корінням. Найбільш характерні в цій групі дротяники – личинки жуків-коваликів.

У підстилці та поверхневому шарі ґрунту немало фітофагів, з яких починається дет-ритний ланцюг живлення. Це кліщі орибатіди, ногохвістки, нематоди, дощові черви.

Фауна хижаків представлена колонком, риссю, соболем, росомахою, вовком, бурим ведмедем, лисицею. Чимало тут комахоїдних видів птахів – дятли, повзики, дрозди, синиці та ін. Є тут також земноводні та плазуни.

У тайзі трапляється багато кровосисних комах (кліщі, комарі, мошки та комарі). У цілому трофічна мережа тайги більш багата та складніша, ніж у тундрі. Трофічні ланцюги більш довгі та мають паралельні ділянки. Тому екосистеми тайги порівняно з тундровими більш стійкі до різних порушень.

Біомаса екосистем тайги складає 350 – 400 тонн/га, а річна продукція – 8 – 10 тонн/га. В умовах більш континентального клімату, де переважає модрина та деревостої розріджені, біомаса знижується до 50 – 200 тонн/га, а річна продукція до 4 – 6 тонн/га.

Екосистеми тайги можуть також формуватися в гірських масивах і представляють там один із гірських поясів. Такі типи екосистем можна спостерігати в Карпатах. Тут вони утворені ялиною європейською, білою ялицею та сосною. Деревостої частіше однаюрські, підлісок відсутній. Як зауважував **М.А.Голубець** (1971), ялиця в Українських Карпатах не утворює однодомінантних угруповань. Для фауни характерна присутність ізольованих популяцій таких видів, як глухаря та довгохвостої сови. **В.Б.Сочава** (1956) оцінював карпатські шпилькові ліси не як тайгові, а як неморально-темношпилькову зональну

формацію. На користь цієї точки зору може служити великий генетичний зв'язок цих формацій з буковими лісами.

Екосистеми тайги в Україні можуть також формуватися в гірських масивах і представляють там один із гірських поясів. Такі типи екосистем можна спостерігати в Карпатах. Тут вони утворені ялиною європейською,

білою ялицею та сосною. Деревостої частіше однарусні, підлісок відсутній. Для фауни характерна присутність ізольованих популяцій таких видів, як глухаря та довгохвості сови.

Середньоєвропейські соснові ліси в Україні поширені на крайньому заході, у Розточчі.

Серед загальних характеристик усіх формацій тайги можна назвати:

- а) монодомінантність (деревостій формується лише за рахунок однієї породи дерев),
- б) однорідність та одноманітність на великому просторі умов, що створюються під покривом лісу,
- в) проста вертикальна та горизонтальна будова рослинного покриву,
- г) переважання мезофітів,
- д) некомпенсованість кругообігу мінеральних речовин.

За А.І.Толмачовим (1954), екосистеми тайги – історично молоді, вони сформувалися у другій половині третичного періоду на місці субтропічних лісів. Таке їх походження проявляється у великій кількості вічнозелених видів рослин.

Тема 23

БІОМИ. ПУСТЕЛІ

1. Закономірності розповсюдження пустель.
2. Географічні особливості пустель.
3. Життя в пустелі.

1. Закономірності розповсюдження пустель

«Механізм» формування і розвитку пустель пояснюється перш за все нерівномірним розподілом на Землі тепла та вологи, зон географічної оболонки нашої планети. Зональний розподіл температур і атмосферного тиску визначає специфіку вітрів, загальну циркуляцію атмосфери. Над екватором, де відбувається найбільший нагрів суші і водної поверхні, панують висхідні рухи повітря. Тут утворюється область штилів і слабких змінних вітрів. Тепле повітря, що піднялося над екватором, дещо охолоджуючись, втрачає велику кількість вологи, що випадає у вигляді тропічних злив. Потім у верхніх шарах атмосфери повітря стікає на північ і південь, у бік тропіків. Ці повітряні потоки називають *антипасатами*. Під дією обертання землі в північній півкулі антипасати відхиляються вправо, в південному вліво. Приблизно над широтами 30–40°С (у субтропіків) кут їх відхилення складає близько 90°С, і вони починають переміщатися вже по паралелях. На цих широтах повітряні маси опускаються до нагрітої поверхні, де ще більше нагріваються, і віддаляються від критичної точки насичення. У зв'язку з тим що в тропіках цілий рік високий атмосферний тиск, а у екватора, навпаки, понижений, у поверхні землі виникає постійний рух повітряних мас (пасатів) від субтропіків до екватора. Під впливом того ж відхиляючого впливу Землі в північній півкулі пасати рухаються з північного сходу на південний захід, в південному – з південного сходу на північний захід. Пасати захоплюють тільки нижню товщу тропосфери – 1,5–2,5 км. Пануючі в екваторіально–тропічних широтах пасати визначають стійку стратифікацію атмосфери, перешкоджають вертикальним рухам і пов'язаному з ними розвитку хмар, випаданню опадів. Тому хмарність в цих поясах дуже незначна, а притік сонячної радіації найбільший. Внаслідок цього тут спостерігається сухість повітря (відносна вологість в літні місяці складає в

середньому біля 30%) і виключно високі літні температури. Середня температура повітря на материках в тропічному поясі влітку перевищує 30–35°C; тут буває найвища на земній кулі температура повітря – плюс 58°C. Середня річна амплітуда температури повітря близько 20°C, а добова може доходити до 50°C, поверхня ґрунту – деколи перевищує 80°C. Опади випадають дуже рідко, у вигляді злив. В субтропічних широтах (між 30 і 45°C північних і південних широт) величина сумарної радіації зменшується, а циклонна діяльність сприяє зволоженню і випаданню опадів, приурочених головним чином до холодного періоду року. Проте на материках розвиваються малорухливі депресії термічного походження, що викликають різку посушливість. Тут середня температура літніх місяців 30°C і більш, максимальна ж може досягти 50°C. В субтропічних широтах найбільшою сухістю відрізняються міжгірські западини, де річна кількість опадів не перевищує 100–200 мм. В помірному поясі умови для формування пустель виникають у внутрішньоконтинентальних районах, таких як Центральна Азія, де опадів випадає не більше 200 мм. У зв'язку з тим що Центральна Азія відгороджена від циклонів і мусонів гірськими хребтами, тут влітку утворюється *барична депресія*. Повітря відрізняється великою сухістю, високою температурою (до 40°C і більш) і сильною заповнюваністю. Рідко проникаючі сюди з циклонами повітряні маси з океанів і з арктики швидко прогріваються і висушуються. Якби суша покривала всю поверхню планети і не було океанів і високих гірських масивів, пояс пустель був би суцільним і межі його точно співпадали б з певною паралеллю. Але оскільки суша займає менше 1/3 площі земної кулі, розподіл пустель і їх розміри залежать від конфігурації, величини і пристрою поверхні континентів. Так, наприклад, азіатські пустелі розповсюдилися далеко на північ до 48°C пн.ш. В південній півкулі через величезні водні простори океанів загальна площа пустель континентів сильно обмежена, а розповсюдження їх більш локалізовано. Таким чином, виникнення, розвиток і географічний розподіл пустель на земній кулі обумовлюються наступними чинниками:

- високими значеннями радіації і випромінювання,
- малою кількістю випадаючих опадів або їх повною відсутністю.

Останнє, у свою чергу, обумовлюється широтою місцевості, умовами загальної циркуляції атмосфери, особливостями орографічної будови суші, материковим або приокеанічним положенням місцевості.

За ступенем аридності (посушливості) багато територій неоднакові. Це дало підставу ділити аридні землі на *екстрааридні*, *аридні* і *напіваридні*, або надзвичайно посушливі, посушливі і напівзасушливі. При цьому до екстрааридних відносять області, де вірогідність постійних засух – 75–100%, до аридних — 50–75% і напіваридних – 20–40%. До останніх відносять савани, пампи, пушти, прерії, де органічне життя протікає в природних умовах, при яких, окрім окремих років, засуха не є визначальною умовою розвитку. Рідкісні засухи з вірогідністю 10–15% властиві і степовій зоні. Отже, до аридної зони відносяться не всі області суші, де бувають засухи, а лише ті, де органічне життя в значній мірі знаходиться під їх впливом тривалий час.

Пустеля відрізняється високими літніми температурами, малою кількістю річних опадів частіше від 100 до 200 мм, відсутністю поверхневого стоку, нерідко переважанням піщаного субстрату і великим значенням еолових процесів, засоленістю підземних вод і міграцією водорозчинних солей в ґрунті, нерівномірній кількості випадаючих опадів, що визначає структуру, врожайність і кормову місткість рослин пустелі. Одна з особливостей розповсюдження пустель – острівний, локальний характер ^ їх географічного розташування. Ні на одному материку пустинні землі не утворюють суцільної смуги, подібно арктичній, тундровій, тайговій або тропічній зонам. Це пов'язано з наявністю в межах пустинної зони великих гірських споруд з їх найбільшими вершинами і значними водними просторами. В цьому відношенні пустелі не повністю підкоряються закону зональності.

В північній півкулі пустинні території африканського континенту лежать між 15°С і 30°С пн.ш., де знаходиться найбільша пустеля світу – Сахара. В південній півкулі вони розташовані між 6 і 33°С пд.ш., охоплюючи пустелі Калахарі, Наміб і Карру, а також пустинні території Сомалі і Ефіопії. В Північній Америці пустелі приурочені до південно–західної частини континенту між 22 і 24°С пн.ш., де розташовані пустелі Сонора, Мохаве, Квола і ін. Значні території Великого Басейну і пустелі –Чиуауа по природі досить

близькі до умов аридної степу. В Південній Америці пустелі, розташовуючись між 5 і 30°С пд.ш., утворюють витягнуту смугу (більше 3 тис. км) по західному Тихоокеанському побережжю материка. Тут з півночі на південь простягаються пустелі Сечура, Пампа–дель–Тамаругаль, Атакама, а за гірськими хребтами – Патагонець. Пустелі Азії розташовані між 15 і 48–50°С пн.ш і включають такі великі пустелі, як Руб–ель–Халі, Великий Нефуд, Ель–Хаса на арабському півострові, Деште–Кевір, Деште–Лут, Дашти–марго, Регістан, Харан в Ірані і Афганістані; Каракуми в Туркменістані, Кизилкуми в Узбекистані, Муюнкум в Казахстані; Тар в Індії і Тхал в Пакистані; Гобі в Монголії і Китаї; Такла–Макан, Алашань, Бейшань, Цайдаси в Китаї. Пустелі в Австралії займають величезну територію між 20 і 34°С пд.ш. і представлені пустелями Велика Вікторія, Сімпсон, Гібсона і Велика Піщана.

За даними Шанцю (1958), площа аридних територій, що класифікуються за характером рослинного покриву, складає 46749 тис. кв. км, тобто біля 32% площі земної суші. При цьому на частку типових пустель (екстрааридних і аридних) припадає близько 40 млн. кв. км, а на частку напіваридних земель – всього лише 7044 тис. кв. км на рік, аридні (21,4 млн. кв. км) – з осіданнями від 50 до 150 мм і напіваридні (21,0 млн. кв. км) – з осіданнями від 150 до 200 мм.

В 1977 р. ЮНЕСКО була складена уніфікована нова картина в масштабі 1:25000000 з метою уточнення і встановлення меж аридних районів світу. На карті виділено чотири біокліматичні зони.

1. Екстрааридна зона. Опадів менше 100 мм; позбавлена рослинного покриву, виключаючи рослини ефемери і чагарники уздовж русел водотоків. Землеробство і тваринництво (окрім оазисів) неможливе. Ця зона різко виражена, пустеля з можливими засухами протягом одного року або декількох років підряд.

2. Напіваридна зона. Опадів 200–400 мм. Чагарникові скупчення з переривистим трав'янистим покривом. Зона обробітку богарних сільськогосподарських культур («сухого» землеробства) і тваринництва.

3. Зона недостатнього зволоження (субгумідна). Опадів 400–800 мм. Включає деякі тропічні савани, середземноморські скупчення типу маквіса і чапарали, чорноземні степи. Зона традиційного богарного землеробства. Для

ведення високопродуктивного землеробства необхідне зрошування.

2. Географічні особливості пустель

Більшість пустель світу сформувалися на геологічних платформах і займають якнайдавніші ділянки суші. Пустелі в Азії, Африці і Австралії розташовані звичайно на висотах від 200–600 м над рівнем моря, в Центральній Африці і Північній Америці – на висоті 1 тис. м над рівнем моря. Пустелі – один з ландшафтів Землі, що виник так само закономірно, як і все інше, завдяки своєрідному розподілу по земній поверхні тепла і вологи і пов'язаному з цим розвитку органічного життя, формуванню біогеоценотичних систем. Пустеля – певне географічне явище, ландшафт, що живе своїм особливим життям, що має свої закономірності, при розвитку або деградації свої властиві йому риси, форми змін. Кажучи про пустелі як про планетарне і закономірно виникле явище, не слід під цим поняттям мати на увазі щось одноманітне, однотипне. Більшість пустель оточена горами або, що частіше, межує з горами. В одних місцях пустелі розташовані по сусідству з молодими високими гірськими системами, в інших — із стародавніми, сильно зруйнованими горами. До перших потрібно віднести Каракуми і Кизилкум, пустелі Центральної Азії – Алашань і Ордос, південноамериканські пустелі; до других треба віднести Північну Сахару.

Гори для пустель є областями формування рідинного стоку, який приходить на рівнину у вигляді транзитних річок, невеликих, з «сліпими» гирлами. Велике значення для пустель має також підземний і підрусловий стік, що живить їх підземними водами. Гори області, звідки виносяться продукти руйнування, для яких пустелі служать місцем акумуляції. Річки доставляють на рівнину масу рихлого матеріалу. Тут він відсортовується, перетирається в ще більш дрібні частинки і вистилає поверхню пустель. В результаті багатовікової роботи річок рівнини покриваються багатометровим шаром алювіальних відкладень. Річки стічних областей виносять величезну масу уламкового матеріалу в Світовий океан. Тому пустелі стічних областей відрізняються незначним розповсюдженням давньоалювіальних і озерних відкладень (Сахара і ін.).

В помірному поясі Азії і Північної Америки розташовані континентальні пустелі. Вони лежать в середині материків (пустелі Середньої Азії) і відрізняються аридними і екстрааридними умовами, різкою розбіжністю між тепловим режимом і осіданнями, високою випаровуваністю, контрастами літніх і зимових температур. На різницю природи в пустелі робить вплив також їх висотне положення.

Гірські пустелі, що знаходяться в міжгірських западинах, звичайно відрізняються підвищеною аридністю клімату. Різноманіття схожості і відмінностей пустель перш за все пов'язано з місцезнаходженням в різних широтах обох півкуль. У зв'язку з цим у Сахари може виявитися більше схожості з австралійською пустелею і більше відмінностей з Каракумами і Кизилкумом в Середній Азії. В рівному ступені у пустель, що утворилися в горах, може бути між собою ряд природних аномалій, але ще більше відмінностей з пустелями рівнин. Відмінності бувають в середніх і крайніх температурах протягом одного і того ж сезону року, в часі випадання опадів (наприклад, східна півкуля Центральної Азії більше опадів одержує влітку від мусонних вітрів, а пустелі Середньої Азії і Казахстану – весною). Сухі русла – обов'язкова умова природи пустель, але чинники їх виникнення різні. Розрідженість покриву значною мірою визначає низький вміст гумусу в пустинних ґрунтах. Цьому ж сприяє сухість повітря в літній час, що перешкоджає активній мікробіологічній діяльності (в зимовий період достатньо низькі температури уповільнюють ці процеси)

На аридних територіях, не дивлячись на їх уявну одноманітність, немає хоча б 10–20 кв. км площі, в межах яких природні умови були б абсолютно однаковими. Якщо навіть рельєф єдиний, то ґрунти різні; якщо однотипний ґрунт, то неоднаковий водний режим; якщо єдиний водний режим, то різна рослинність, і т. д.

У зв'язку з тим, що природні умови обширних пустинних територій залежать від цілого комплексу взаємозв'язаних чинників, класифікація типів пустель і районування їх – справа складна. Поки що не існує уніфікованої і задовільної зі всіх точок зору класифікації пустинних територій, складеної з урахуванням всього їх географічного різноманіття.

М.П. Петров в своїй книзі «Пустелі земної кулі» (1973) пропонує для пустель світу багатоступінчасту класифікацію: десять літоєдафічних типів:

1. піщані – на рихлих відкладеннях давньоаллювіальних рівнин;
2. піщано–галькові і галькові ~ на гіпсованих третинних і лілових структурних плато і підгірних рівнинах;
3. щебнисті – на підгірних рівнинах;
4. кам'янисті – на низкогір'ях;
5. суглинні — на слабокарбонатних покривних суглинках;
6. лесові – на підгірних рівнинах;
7. глинисті – на низкогір'ях, складених соленосними мергелями і глинами різного віку;
8. солончакові – в засолених депресіях і по морських побережжям.

Різні класифікації типів аридних територій земної кулі і окремих континентів є і в зарубіжній літературі. Більшість з них складена на основі кліматичних показників. Порівняльні мало класифікацій по інших елементах природного середовища (рельєфу, рослинності, тваринному світу, ґрунтам і т. п.). В 1964г. К. Троль запропонував зональну кліматичну класифікацію, на базі якої їм спільно з Паффеном була складена карта, в якій були виділені напіваридна, аридна, гіпераридна зони і пустелі наближених частин континентів. Класифікація має вигляд:

Північна півкуля.

I. Північноамериканська група:

A) Холодний тип:

1. Великий Басейн
2. Великі рівнини
3. пустеля Мохаве

B) Теплий тип:

1. пустеля Сонора
2. пустелі Південної Каліфорнії
3. Чиуауа.

II. Афро–азіатська група: A) Теплий тип: а) північноафриканська підгрупа:

1. північноафриканські степи

2. Сахара
3. Східна Сахара (Лівійсько–єгипетська пустеля)
4. Сахельські степи
5. район африканського рогу;
- б) Сирійсько–аравійська підгрупа:
 1. Аравія
 2. Руб–ель–Халі;
- с) Ирано–індійська підгрупа:
 1. Іранське плато
 2. Деште–Кевір
 3. Деште–Лут
 4. Белуджістан
 5. Афганістан
 6. пустеля Тар
- д) Аралокаспійська підгрупа:
 1. Туркестан (Каракуми, Кизилкум)
- В) Холодний тип:
 1. Аралокаспійськіє степи (Казахстан, Устюрт і ін.);
- а) Центроазіатська підгрупа:
 1. Джунгарія
 2. Такла–Макан 3. Гобі
 4. Бейшань
 5. Алашань
 6. Ордос
 7. Цайдам
 8. Плато Тибету.
 9. Південна півкуля.
- III. південноамериканська група:
 1. побережжя Перу
 2. Атакам а
 3. Андійські високогір'я

4. Гран–Чако
 5. гори Аргентини
 6. Патагонія
 7. Північний захід Бразилії
 8. побережжя Венесуели.
- IV. Південноафриканська група:

1. Наміб
2. Калахарі
3. Карру
4. Південний захід Мадагаскару.

V. Австралійська група:

1. пустеля Симпсон
 2. Велика пустеля Вікторія
 3. пустеля Гібсона
 4. Велика Піщана пустеля.
- VI. Полярні пустелі.

Особливістю карти Троля і Паффена є перенесення меж аридних зон за межі континентів — на поверхню океанів. Цим же відрізнялася і карта аридних районів Р. Логана, складена їм в 1968 р. Карта Догана на базі генетичної класифікації клімату має досить загальну характеру. Залежно від причини аридності автор виділяє наступні категорії пустель:

1. Субтропічні пустелі, до яких він відносить два широкі пояси пустель. Північна півкуля — Сахара, пустелі Аравії, Сирії, Йорданії, Іраку, Ірану, Афганістану, Західного Пакистану, Сонора, Мохаве. Південна півкуля — Калахарі, Австралія і ділянки західної Аргентини.

2. Прохолодні пустелі побережжя континентів, включаючи Наміб, Атакама, пустелю на побережжі Південної Каліфорнії в Мексиці, часткове північно–західне побережжя Африки, північно–західне побережжя Австралії і побережжя Сомалі.

4. Континентальні внутрішні, пустелі Середньої і Центральної Азії, часткове Мохаве і пустелі Великого Басейну.

5. Полярні пустелі, що включають Антарктиду, Гренландію, побережжя Гудзонової затоки, арктику і північні області Канади.

3. Життя в пустелі

У всіх мешканців пустель, які б вони не були різноманітні, є загальна риса: всі вони більшою чи меншою мірою пристосовані до нестачі води, їжі, притулків і різких коливань температури.

Рослинний покрив пустель сильно зріджений. Біопродукція низька: запаси біомаси вимірюються до 2,5 тонн/га сухої органічної речовини. Життєві форми рослинних організмів відрізняються своєрідністю, що виробилася в результаті тривалої еволюції щодо ефективного отримання вологи та її економної витрати. Більшість рослин пустель дрібнолистові, часто замість листків вони мають луски або колючки. На поверхні самих рослин розвивається потужний прошарок кутикули або кори. Листки в багатьох випадках сильно опушені. Кореневі системи рослин типових для пустель проникають у ґрунт на глибину 3 – 10 м. В окремих бобових чагарників корені проникають на глибину до 30 м.

Багатьом пустелям характерна весняна синюзія ефемерів та ефемероїдів, весь цикл і активного росту та розмноження яких пов'язаний з коротким весняним, але найбільш вологим періодом року.

Домінуючі види рослин пустель залежать від типу ґрунту та географічного положення самих пустель. В азіатських пустелях деревно-чагарникові форми представлені саксаулами, джужганом та дроком. Трави порівняно нечисленні. Це різні види аристиди та полину. Пустелям американського континенту притаманні різновиди кактусів та агав, які запасують воду в стеблах та листках. Злаки представлені бізоновою травою. У місцях з трохи сприятливішим водним режимом пустелі переходять в напівпустелі. Зовні це проявляється в більш щільному злаковому рослинному покриві. Річна біопродукція тут вища.

Рослини пустель. У рослин пустель є цілий ряд характерних пристосувань. Одні з них (юка коротколисна) можуть сохнути без жодної шкоди для себе. Старе листя висихає повністю і відмирає, але молоді, хоча вони теж висихають і буріють, продовжують рости до чергового випадання опадів. Посухостійкість – найпоширеніший спосіб захисту. Одні рослини скидають листя, у інших розвивається дуже довгі корені, що дістають вологу з глибин. У мескитового дерева, саксаулів і акацій корені йдуть до 15 і навіть 21 м. У

деяких пустинних рослин, навпаки, розвиваються обширна поверхнева коренева система, що швидко засвоює вологу короточасних дощів і передранкової роси. У австралійської їжак–трави дуже довгі корені і листя покриті перешкоджаючою випаровуванню жорсткою кутикулою. У багатьох рослин (амарилісові тюльпани і інші) відмирають наземні частини і залишаються лише бульби і цибулини. Багато рослин запасають надлишок вологи в листі, як алое, або в стеблах –кактуси. У кактусів і форма рослини (циліндрова або кульова), і редуковане листя в шпильки, грудочки і ворсинки оберігають від травоядних тварин і зменшують випаровування. На засолених землях ростуть соляриси і солянки.

Тваринний світ екосистем пустель бідний. Він так само, як і рослинність, сформувався під впливом дефіциту вологи. Тільки під час весняних та осінніх перельотів тут вирує життя: з'являються зграї качок, гусей, журавлів та інших птахів. Корінні види тварин пустель тісно пов'язані з ґрунтом, де вони знаходять вологу та захист від спеки. Це плазуни, гризуни, терміти та земляні комахи. Багато видів тварин виробили здатність зберігати вологу у вигляді жирових депо (горб верблюда, підшкірний жировий прошарок у гризунів, жирове тіло в основі хвоста тушканчиків тощо). Цей жир при біохімічному окисленні виділяє вільну воду, що необхідна для організму. Деякі види тварин залишають пустелю на період найспекотніших місяців, перебираючись на території, більш вологі та прохолодні.

Активність тварин пустель проявляється у нічні прохолодні години. Вдень тварини ховаються чи у ґрунті, чи, навпаки, піднімаються на верхівки гілок чагарників і дерев, де повітря прохолодніше порівняно з піском, розпеченим сонцем. У норах гризунів велика кількість птахів влаштовує свої гнізда.

Тварини пустель завжди тяжіють до водойм. Внаслідок їх незначної кількості тварини змушені багато пити про запас. Вода, що отримується з великими труднощами, використовується бережливо: з метою запобігання втрат води тіла тварин мають товстий хітиновий (комахи) або роговий (плазуни) покрив. Але в будь-якому випадку випаровування необхідне для охолодження тіла. Тому у багатьох видів спостерігається швидке дихання, роти

та дзьоби утримуються відкритими. Саме з цієї причини вуха у тушканчиків та зайців великі. Деякі види взагалі не п'ють воду, задовольняючись тією водою, яку отримують з їжею (рослинною чи тваринною). Існують дуже цікаві способи забезпечення молодняка водою.

Комахи. Комахи дуже численні в пустелі і грають важливу роль в житті її мешканців, що харчуються винятково комахами. Пристосування цих дрібних жителів пустелі до посушливих умов різноманітні. Один з них, як наприклад мурав'ї–жнеці, фізіологічно не пристосовані до умов пустелі, влаштовують кубла глибоко під землею, де зовнішня температура не досягає їх. Вони влаштовують лише короткочасні набіги на поверхню, щоб запастися насінням.

Земноводні і рептилії. Сухі умови пустель не дозволяють мешкати багатьом видам земноводних в пустелі, але прикладом пристосовності може служити жаба лапатоніг. Це один з дуже небагатьох земноводних пустелі, що живуть велику частину життя в норах, виходячи вночі на полювання і чекаючих рідкісних дощів для спаровування і відкладання ікри.

Рептилії – це ще одна група мешканців пустелі, яка, ймовірно, відчуває себе тут краще за інші. Це "холоднокровні" тварини, які на відміну від птахів і ссавців не володіють здатністю до терморегуляції. Тому при денному підвищенні температури треба ховатися або в нори, або на рослинах. Але ночами вони шукають укриття від холоду. Мабуть, найчисленніші рептилії пустель — змії, але оскільки більшість з них нічні, вони менш помітні, ніж ящірки, що снують тут і там протягом всього дня. Деякі тварини, наприклад гекони, запасують жир на хвості на несприятливі часи.

Ссавці пустель. Звичайно, ссавців, як і птахів, особливо великих, в пустелях менше ніж в інших зонах, але все таки, на превеликий подив, багато кому з них вдається вижити в таких суворих умовах завдяки пристосуванням в поведінці, обміні речовин і будові.

Гризуни – найзвичайніші дрібні мешканці пустелі. Більшість з них активна вночі, а день проводять в норах, де вогкість вище і не так жарко. Багато хто з них не п'є води, а витягують її з рослинних кормів. Відомо також, що деякі гризуни одержують вологу шляхом окислення вуглеводів їжі, що запасуються у вигляді жиру, крім того, їх нирки відрізняються високою

ефективністю виділення вологи з первинної сечі. Середовище незаселеного привело до схожості різних тварин. Тушканчики, піщанки Азії і Африки, стрибуни з Північної Америки і кенгурові миші з Австралії хоча і дуже схожі один на одного, але вони не споріднені між собою і сформувалися на різних континентах.

Представників родини псових в пустелі мало, але ті, хто тут живе, як феньок Сахари або карликова лисиця Південної Америки, дуже схожі один на одного на вигляд і за забарвленням. Звичайно вони не великі, але мають великі вуха і всеїдні.

Травоїдні представлені дуже малим видовим складом. До них можна віднести верблюдів Сахари і Центральної Азії, адаксів Південної Африки, його споріднених шаблерогих ориксів Сахари, декілька видів газелей.

Основні фітофаги пустель – верблюди, гризуни та черепахи. Листя активно поїдається різними видами саранових. Невелика кількість видів пристосувалася до поїдання коренів (ризофаги). Хижаки представлені шакалами, гієнами, в пустелі Африки заходять леви. Детритний трофічний ланцюг екосистем пустель представлений термітами, чорнишами та скарабеями.

Особливим елементом екосистем пустель є оази, що знаходяться в дельтах рік її та біля інших джерел води. В оазах рослинність утворена головним чином культурними формами, оскільки вони здавна були основним місцем поселення людини в пустелях. і Вздовж річок у долинах ростуть в основному тополі, тамариск, лох, обліпіха.

Тема 24

БІОМИ. ЛУКИ. БОЛОТА

Луки – це азональні екосистеми, біоми. Вони розповсюджені по всьому світу, за висловлюванням Альохіна провідну роль у формуванні лучних екосистем відіграє не клімат, а ґрунт і рельєф. Типові луки розташовані в заплавах річок називаються заплавними. Тип луків визначається характером річкових відкладів.

Луки розповсюджені вздовж рік від Тундри і Тайги до степів і пустель. Ґрунти під луками можуть бути родючими й бідними. Біотопи луків можуть бути сухими і перезволоженими.

В заплавах рік виділяють 3 частини:

1) прируслова – для неї характерна низька родючість і швидке висихання субстрату.

2) центральна – характерні родючі мулисті ґрунти.

3) притерасна – знаходиться дрібно-мулисті відклади перезволожені і часто заболочені [7, 8].

Ґрунти лугові, дернові. В заплавах степових річок вони часто засолені. Там формуються солончакові луки з ячменем, подорожником і ситником Жерара. Дуже велику роль в луках грає режим річок. В луках, які знаходяться на рівнинній території розлив відбувається весною, а у гірських річках літом.

В Україні через вирубку лісів розливу річок майже немає.

Рослинний покрив луків складається з дводольних трав і злаків: стоколос, перій, куничник. В заплавах річок в основному розповсюджені довго кореневі види, в центральній частині дерновинні. В притерасній частині – осоки, очерет, комиш.

Фауна луків дуже пов'язана із зональністю. Розповсюджені кроти, полівки. Луки часто формуються в місцях вирубки лісів. В Україні площа, яку займають луки дуже невелика (6,8 млн. га). За зональністю виділяють луки: лісові, середньої течії Дніпра, а також лісостепових річок.

Найчастіше луки використовують в сільському господарстві, вони дають 12 – 14 центнерів з гектару сіна, або 6 – 8 центнерів з гектару корму.

Екосистеми луків в Україні налічують приблизно 500 видів судинних рослин. Використовують луки в основному під сінокоси і випас худоби.

М'який, вологий клімат сприятливий для розвитку лучної рослинності. Зелений соковитий килим займає заплави, низькі тераси, вирубки, галявини й узлісся. Площі первинних природних луків надзвичайно розширені внаслідок господарської діяльності людини. Великі масиви гірських луків – це старі зарослі перелоги. Луки займають в середньому 35% сільськогосподарських угідь, на Чорногорі і Чивчинах – 53,5%.

Заплавні луки. В останні роки внаслідок проведення меліоративних робіт площі заливних луків скорочуються. Землі, захищені дамбами, використовуються як орні угіддя. Серед заливних луків переважають справжні, або мезофільні, луки. Трав'яний покрив там, де він не збитий худобою, густий і високий, багаторуслий і барвистий. Загальний фон рослинного покриву утворюють злаки. В ажурний червонуватий фон мітлиці звичайної вплітаються костриця червона, рейграс французький високий, лисохвіст луговий і пирій повзучий. Строкатості і соковитості лукам надають різнотрав'я та бобові. Привітно схиляє свої головки королиця звичайна, тонко передзвонюють чашечки дзвінця великого і трясучки середньої, синіють зірочки волошки лучної. Скрізь розкидані пухнасті різнобарвні головки конюшини гібридної, лучної, повзучої та польової. Вся ця яскрава різноманітність трав переплетена стеблами лядвенця рогатого.

Різнотравно–злакові луки високоякісні. Вони використовуються як сінокоси, рідше – як пасовища. Урожай сіна таких луків від 15 до 25 ц з 1 га. У знижених місцях заплав і по берегах стариць в умовах надмірного зволоження на болотних поверхнево–оглеєних ґрунтах розвиваються болотисті крупноосокові і крупнозлакові луки. Основним компонентом цих луків є осоки: лисяча, струнка, пухирчаста. Притерасні зниження з постійним підтоком ґрунтових вод зайняті торф'янистими луками – густими щітками шучника дернистого, молінії блакитної, медової трави, біловусу стиснутого, що ростуть на суцільній моховій подушці. Болотисті і торф'яністі луки відзначаються низькою якістю. Урожайність їх від 12 до 18 ц з 1 га.

Суходільні остепнені луки. Основні масиви остепнених луків уже розорані. Збереглися тільки незначні ізольовані ділянки їх на підвищених валах заплав, уступах і гривах надзаплавних терас, що непридатні для оранки, на старих покинутих перелогах Притисенської низовини і Придністровської рівнини. Представлені вони асоціаціями тонконога вузьколистого і стиснутого, типчака, рейграса французького високого, лисохвоста лугового. У травостої також входять кермек і вульпія мишохвоста – переселенці угорських степів, кульбаба бессарабська, цикорій дикий, звіробій звичайний та ін. Використовуються суходільні луки як сінокоси і пасовища. Сіно високоякісне, але врожаї його незначні – 10–15 ц з 1 га. Острівці остепнених луків, які відображають природний хід широтно-зональних процесів формування ландшафтів, повинні стати резерватами і дбайливо охоронятися.

Безсистемний надмірний випас худоби в травостоях заливних і суходільних луків викликав істотні зміни видового складу, дигресію природних асоціацій і втрату їх продуктивності. В деяких місцях трав'яний покрив повністю знищено. Лукам потрібний надійний захист і допомога. Для того щоб створити міцну і стійку кормову базу тваринництва, необхідно масиви луків, придатних для оранки, включити в кормові і лучно-пасовищні сівозміни, їх потрібно розорати, удобрити, а перезволожені осушити, очистити від чагарників і купин, вирівняти. На протязі 2–4 років на удобрених площах слід вирощувати однорічні культури (коренеплоди, кормову капусту, вико-овес, льон та ін.). Потім сіють бобово-злакові суміші багаторічних трав, створюють сіяні луки. При такому корінному поліпшенні продуктивність луків зростає до 60 ц з 1 га, а лисохвостників – до 100 ц з 1 га.

Післялісові луки. Важко сказати, чого більше в Українських Карпатах – тінистих лісів чи яскравих сонячних луків. Барвисті лучні поляни-царинки пронизують гірську систему від передгір'їв до вершин з висотами 1000–1200 м. Гірські луки вторинного походження сформувались на вирубках, пожарищах, розкорчовках лісу. Час утворення їх різний. Вони перебувають на різній стадії дернового процесу і надзвичайно різноманітні. 35–40% лучної площі становлять справжні луки. Переважають злаково-різнотравні угруповання, особливо асоціація мітлиці звичайної. Загальний інтенсивно фіолетовий аспект

мітлиці розцвічений різноманітними кольорами. Золотисто-жовтим вогнем горять квіти арніки гірської, з ними контрастують білосніжні куртини королиці звичайної, лілово-рожеві красиві квіти билинця комариного, конюшини, гвоздик, волошок... Краса незвичайна! По схилах в середньому ярусі гір поширені асоціації костриці червоної, гребінника звичайного, зі-глінгії лежачої, вівсяниці червоної. За своїм складом і виглядом вони подібні до мітличників. Урожайність злаково-різнотравних луків 15–18 ц з 1 га сіна середньої кормової якості.

Гірські луки використовуються як пасовища. Безсистемний, нічим не регульований випас призвів до інтенсивного розвитку пасовищної дигресії – вимирання цінних злакових трав, заміни їх щільними дернинами біловусів і щучників. Ці пустищні луки тепер займають 40–50% усієї лучної площі. Особливо дуже поширені вони у верхньому ярусі лісової зони. Господарське значення їх невелике. Вони дають 7–8 ц з 1 га сіна низької якості. Післялісові луки – основна кормова база гірських районів. Проте продуктивність їх надзвичайно низька. Необхідне глибоке планове поліпшення. Для луків крутих еродованих схилів рекомендуються заходи поверхневого поліпшення: очистка луків, боронування, внесення мінеральних і органічних добрив, знищення бур'янів, підсів трав високої кормової якості, обов'язкове введення загінної системи випасання. Луки-збої на відносно пологих (менше 15°) схилах потребують корінного поліпшення – розорювання і введення їх в лучно-пасовищні сівозміни. Це дасть можливість збільшити врожаї гірських луків у 3–4 рази.

Травостої заплавних лук притаманні здебільшого долинам річок. Зволожуються вони поверхневими, підґрунтовими і дощовими водами. Ґрунти тут родючі, бо щороку на них осідають частинки мулу, що їх приносять весняні повеневі води. Продуктивність заплавних лук вища і флористичний склад більш різноманітніший, ніж, скажімо, суходільних.

Заплавні луки характеризуються наявністю у складі рослинності значної кількості злаків, бобових і меншою – осок і ситників. Із злаків у свіжих умовах місцезростання переважають: тонконіг лучний (*Poa pratensis* L.), на вогких луках –мітлиця біла (*Agrostis alba* L.), щучник дернистий (*Deschampsia*

caespitosa (L.) Beauv.), тимофіївка лучна (*Phleum pratense* L.) китник лучний (*Alopecurus pratensis* L.), на болотистих луках – осока струнка (*Carex gracilis* Curt.). З бобових найбільше зустрічаються два види конюшини – лучна (*Trifolium pratense* L.) і повзуча (*T. repens* L.).

На свіжих заплавних луках річок у складі рослинності переважає мітлиця, тонконіг лучний, китник, костриця червона (*Festuca rubra* L.).

На вологих луках переважає тонконіг болотяний (*Poa palustris* L.). Наявність різнотрав'я з бобових і частково осок на свіжих і вологих луках незначна. У більш зволжених мокрих місцях домінує мітлиця повзуча (*Agrostis stolonifera* L.) та осока струнка. Іноді з значною домішкою леиешняка плавучого (*Olycea fluitans* (L.) R.Br.) та лепешняка складчастого (*G. plicata* Fr.) і в меншій кількості гусячих лапок (*Potentilla anserina* L.). В заплавах більшості річок області домінують різнотравно-злакові угруповання з переважанням костриці лучної, щучника, мітлиці повзучої і часом костриці червоної (*Festuca rubra* L.)

В пониженнях зустрічаються угруповання переважно з участю осок. Нерідко трапляються угруповання тонконога болотяного (*Poa palustris* L.) із значною домішкою конюшини повзучої (*Trifolium repens* L.).

На існуючих болотах в області налічується більше 100 видів трав'яних рослин, з яких домінуючими є осока і злаки.

У найбільш поширених низинних болотах, що знаходяться в долинах річок купини утворюють переважно осоки зближена (*Carex aphropinquata* Schum.), дерниста (*C. caespitosa* L.). Між купинами осоки у воді присутні пухирник звичайний (*Urticularia vulgaris* L.), жабурник звичайний (*Hydrocharis morsusraeae* L.), плавушник болотний (*Hottonia palustris* L.), очерет звичайний (*Phragmites communis* (L.) Trin.), комиш озерний (*Scirpus lacustris* L.).

Рослинна маса боліт здавна використовується як сіножаті та пасовища.

Водні і прибережні рослини області налічують десь біля 120 видів. Водні рослини, збагачуючи воду річок і водоймів киснем, створюють сприятливі умови риbam та іншим тваринним організмам. Крім того, утворюючи на дні зарості, водні рослини захищають мальків риb і є кормом для водоплаваючих птахів.

По берегах річок і ставків на вологому фунті ростуть високорослі злаки – лепешняк плавучий (*Glyceria fluitans* (L.) R. Br.) і складчастий (*G. plicata* Fr.) та бекманія звичайна (*Beckmania erucitormis* (L.) Host.) – одна з кормових рослин, що використовується на сіно. Часто по берегах водойм і у воді знаходяться густі зарослі різних видів осок, ситника Леерса (*Juncus leersii* Marss.) та жовтців повзучого (*Ranunculus repens* L.) і їдкового (*R. acris* L.).

На топких місцях ще росте сусак зонтичний (*Buto-mus umbellatus* L.) та частуха подорожникова (*Alisma plantago aquatica* L.), гірчаки земневодний (*Polygonum amphibium* L.), малий (*P. minus* Huds.) та перцевий (*P. hydropiper* L.), стрілиця звичайна (*Sagittariasagittifolia* L.), півники болотні (*Iris pseudacorus* L.).

Часто в прибережній смузі домінує очерет звичайний, іноді з домішками хвоща болотного (*Equisetum palustre* L.) та болиголову плямистого (*Conium macula-turn* L.).

На глибших місцях у воді знаходяться маленькі зелені рослинки – ряска триборозенчаста (*Lemna trisulca* L.) і мала (*L. minor* L.), жабурник звичайний (*Hydrocharis morsus ranae* L.). На більш глибоких місцях (до 1,5 і більше метрів) зустрічаються різні види рдесників – плавучий (*Potamogeton natans* L.), блискучий (*P. lucens* L.), гребінчастий (*P. pectinatus* L.), пронизанолистий (*P. perfoliatus* L.), маленький (*P. pusillus* L.).

В малопроточній воді зустрічається елодея канадська (*Elodea canadensis* Rich.). Вона занурена у воду і росте без прикріплення до дна.

Деякі з прибережних рослин, особливо кореневищні, добре очищають воду від нечистот, що потрапляють у неї, та оберігають береги водойм від розмивів.

Осоки і очерет повсемірно скошуються на сіно та використовуються для силосу у суміші з кукурудзою.

Існуючі в області суходільні луки зволожуються в основному за рахунок опадів. У їх травостої переважає біловус стиснутий (*Nardusstricta* L.), щучник дернистий (*Deschampsia caespitosa* L. P. B.), костриця червона (*Festuca rubra* L.), осока заяча (*Carex leporina* L.), тонконіг лучний та вузьколистий, перестач прямостоячий (*Potentilla erecta* L.) Hampl.), люцерна серповидна

(*Medicago falcata* L.), конюшина рівнинна (*Trifolium campestre* Schreb.), звіробій звичайний (*Hypericum perforatum* L.), ситник розлогий (*Juncus efusus* L.), подорожник ланцетолистий (*Plantago lanceolata* L.) тощо.

Як заплавні, так і суходільні луки області потребують поліпшення та вводу у склад травостою цінних кормових трав, бо інтенсивне використання на сіножатті і пасовиська призводить до їх виснаження.

В перехідній смузі до лучних ценозів на торф'янистих ґрунтах формуються різнотравно–осокові угруповання з домінування осоки загостреної. Вони характеризуються найвищим проективним покриттям (100%) та найрізноманітнішим видовим складом гігрофільних видів. Поряд з осоками співдомінують м'ята водяна, плакун верболистий, водяний перець, чихавка хрящувата, плетуха звичайна, калюжниця болотна.

Болотні екосистеми, є азональними. Вони виникають у місцях сильного перезволоження ґрунту. У таких випадках детритний трофічний ланцюг вкорочується та не завершується утворенням гумусу. Рослинний опад накопичується з року в рік у напіврозкладеному стані та утворює торф.

Болота можна зустріти всюди, де достатньо вологи та опадів або де гідрологічна ситуація спричинює накопичення торфу. Найчастіше болота трапляються в зонах помірного та холодного клімату, часто як рештки післяльодовикового первісного ландшафту. В тропічних та субтропічних зонах вони знаходяться в основному в горах або в районі дельт. Болота виникають, коли органічний матеріал розкладається лише частково. Під водою за нестачі кисню і в основному в кислому середовищі він розкладається дуже повільно й накопичується у вигляді торфу. Розрізняють такі процеси утворення торфу:

- > рослини, що вільно плавають у воді або вкорінились глибоко у воді, утворюють сапропель (підводний);

- > в середньому прошарку води торф утворюється очеретом або рогозом (водне середовище);

осокою, травою та, за певних обставин, деревними рослинами, коріння яких знаходиться над дзеркалом води, але сезонно затоплюється водою (на межі вода – суходіл).

Болотні екосистеми відіграють у біосфері виняткову роль. Вони є накопичувачами прісної води та, займаючи всього 2% площі суходолу, утримують у зв'язаному вигляді (у формі торфу) 14% вуглецю. З боліт починається більшість річок. Особливо важлива роль боліт як своєрідних фільтрів або ж очисних систем, що затримують у шарі торфу різноманітні ксенобіотики та нітрати, які потрапляють туди разом зі стічними водами та атмосферними опадами.

На болотах збирають ягоди. Врожаї журавлини досягають 100–1000 кг/га. Після осушення боліт на них заготовляють сіно або випасають худобу.

Одним із водних об'єктів суші є болота. Болотом називається природне утворення, яке постійно перебуває в стані застійного або слабо–проточного зволоження і в якому відбувається накопичення органічної речовини у вигляді торфу. До цієї ж категорії природних утворень відносяться і заболочені землі.

Походження боліт пов'язане з заростанням водойм (озер, водосховищ і ставків) або з заболочуванням суші (головний вид утворення боліт).

Виникнення боліт шляхом заболочування суші обумовлене співвідношенням на її території складових водного балансу (опадів, випаровування, вік) та сприятливій геоморфологічній будові місцевості (западини, низини) які створюють умови для застійного або слабо–проточного водного режиму й акумуляції на поверхні суші надмірної вологи.

Заболочування ділянок суші відбувається під впливом певних гідрологічних факторів (наприклад, наявності водонепроникних порід і виклинування під земних вод).

Виділяють два основних види заболочування суші: затоплення і підтоплення території. Затоплення пов'язане з переважанням атмосферних опадів над випаровуванням за відсутності дренажу, або з незначним поверхневим стоком в умовах зниженого рельєфу місцевості. Підтоплення території пов'язане з підвищенням рівня ґрунтових вод (після спорудження, наприклад, гребель на річках або внаслідок надмірного зрошення значних територій).

Утворення боліт супроводжується накопиченням органічного матеріалу на поверхні ґрунту. Надлишок вологи в ґрунті спричинює погіршення

кисневого і мінерального живлення рослин, внаслідок чого порушуються процеси розкладання відмерлих органічних решток рослин, відбувається виділення гумінових кислот і консервація органічного матеріалу. Останній ущільнюється, деформується і поступово перетворюється в органічну породу – торф, який характеризується значною водопроникністю і вмістом води (88–97% за об'ємом).

Болото можна ототожнити з торфовищем, котре має шар торфу не менше 30 см і вкрите специфічною рослинністю. Надмірно зволожені ділянки земної поверхні з шаром торфу завтовшки менше 30 см називають заболоченими землями.

Процеси утворення боліт характерні для умов холодного та теплого клімату на рівнинах і гірських схилах, але інтенсивність їх у різних кліматичних й орографічних умовах залежить від двох основних чинників: зволоженості території та кількості тепла.

Болота можна зустріти всюди, де достатньо вологи та опадів або де гідрологічна ситуація спричинює накопичення торфу. Найчастіше болота трапляються її зонах помірного та холодного клімату, часто як рештки післяльодовикового первісного ландшафту. В тропічних та субтропічних зонах вони знаходяться в основному в горах або в районі дельт. Болота виникають, коли органічний матеріал розкладається лише частково. Під водою за нестачі кисню і в основному в кислому середовищі він розкладається дуже повільно й накопичується у вигляді торфу.

Найбільш поширені такі болота в Західному Сибіру (РФ) та Поліссі.

За типами рослинного покриву, особливостями болотних утворень і товщиною торфу в зоні надмірного зволоження виділяються три основні болотні зони: арктичних мінеральних осокових боліт, горбистих боліт, опуклих оліготрофних боліт.

Перехідна зона нестійкого зволоження (зона Лісостепу) відповідає болотній зоні евтрофних і оліготрофних боліт. Найбільша кількість боліт тут приурочена до від'ємних форм рельєфу – ярів, балок, западин.

У зоні недостатнього зволоження (зона Степу) розташована зона евтрофних гіпново–осокових та осокових боліт і зони засолених очеретяних

боліт. Зустрічаються вони в заплавах річок і на заростаючих водоймах. У місцях, де виходять на поверхню підземні води, болота можна зустріти будь-якій географічній зоні, а також у горах і на гірських схилах.

Болото може з'явитись у найрізноманітніших умовах. Часто воно утворюється в ялинковому лісі, де внаслідок вилугування ґрунтів з'являється мохова рослинність, яка спричиняє відмирання лісу і розвиток типової болотної рослинності. Заболочування території може відбуватися на лісових вирубках і лісових згарищах. На цих площах рослинний покрив утворює щільну дернину, яка погіршує умови інфільтрації. Виникає надлишок вологи, яка сприяє появі вологолюбної рослинності. Болото може також утворитися на місці луків. Унаслідок збільшення вологості ґрунту лучна рослинність замінюється осоками і мохом; починається процес торфоутворення і як наслідок виникає трав'яне болото.

Таким чином, орографічні особливості місцевості впливають на процеси болотоутворення як через кліматичні відмінності, так і безпосередньо через форми рельєфу, що, в свою чергу, створює різні джерела водного живлення боліт.

Болота поширені на земній кулі повсюдно. Загальна площа торфових боліт становить приблизно 2,7 млн.км, або біля 2% площі суші, в них зосереджено біля 11,5 тис.км. води, або 0,03% прісних вод гідросфери. , Площа ж боліт усіх типів на земній кулі біля 3,5 млн.км². Найбільше боліт .і на території Росії, де болота різних типів займають приблизно 9% її площі. Найбільш заболочені північно-західна частина Росії, де болота займають в середньому 40% площі, та північна частина Західного Сибіру, де на них 1 припадає до 50–70%.

По окремих географічних зонах болота розподілені таким чином: у зонах тундри й лісотундри вони займають близько 70%, у зоні лісів –до 30%, у зоні мішаних лісів – 10%. у лісостеповій – 4%. а в степовій – лише 2% території.

Отже, в окремих місцевостях болота відіграють значну роль у формуванні ландшафтів з певною формою поверхні, складом рослинності, внутрішньо-болотною гідрографічною сіткою.

Болота прийнято ділити на дві великі групи – заболочені землі (із незначним шаром торфу) і торфові болота. До заболочених земель підносяться такі типи боліт: торфові болота арктичної тундри, очеретяні та осокові болота лісостепу, засолені болота напівпустелі та пустелі {солончаки), заболочені тропічні ліси—тощо.

За характером водно—мінерального живлення, формою поверхні і складом рослинності торфові болота поділяються, у свою чергу, на три типи: низинні, перехідні і верхові.

Низинні болота розповсюджені у знижених формах рельєфу, на місцях колишніх озер або в заплавах річок. Поверхня цих боліт ввігнута або плоска, що обумовлює застійний характер водного режиму. Живляться болота за рахунок атмосферних опадів, стоку поверхневих вод з оточуючої території, річкових вод під час водопілля і паводків, ґрунтових вод. Важливою гідрологічною особливістю низинних боліт є надходження в них зі стоком поверхневих і ґрунтових вод мінеральних біогенних речовин, завдяки чому створюються сприятливі умови для розвитку евтрофної рослинності (чорна вільха, береза, гіпновий зелений мох, осока, очерет, хвощ тощо). Торф низинних боліт багатий на мінеральні солі (його зольність – 6–7%), що дає можливість використовувати його як добриво. В Україні низинні болота знаходяться в Поліссі, в заплавах і дельтах великих річок. Останнім часом низинні болота почали утворюватися в зонах підтоплення водосховищ.

Верхові болота зустрічаються лише у вологому кліматі і розташовуються на плоских вододілах. їхня поверхня опукла або плоска тому живляться такі болота лише за рахунок атмосферних опадів. Верхові болота бідні на мінеральні біогенні речовини, тому до них приурочена невибаглива до умов життя оліготрофна рослинність (сфагновий білий мох, пухівка, журавлина тощо). Торф накопичується в центральній частині болота швидше, ніж на краях, тому болота мають переважно опуклу форму. Торф верхових боліт бідний на мінеральні солі (його зольність менше 4), використовується він як паливо та в хімічній промисловості.

Перехідні болота за характером рослинності і ступенем мінералізації вод, які їх живлять, є проміжними між низинними і верховими. Поверхня їх

слабоопукла або плоска, мінеральне живлення помірне, яке відповідає вимогам мезотрофних рослин (береза, осоки, сфагнові білі мохи).

Для кожного з трьох типів боліт характерне певне сполучення видів рослинності (біоценозів), з геоморфологічними особливостями окремих частин боліт, відповідно до чого створюються специфічні болотні мікроландшафти.

Стадії розвитку боліт найкраще простежити на прикладі водойми, які після заростання перетворюється на болото.

Спочатку утворюється низинне болото, багате на мінеральні солі, що сприяє розвитку рослинності. В міру відмирання рослин поверхня болота підвищується, доступ вод, багатих на мінеральні солі, скорочується, і попередня рослинність замінюється на менш вибагливу до умов живленім, з'являється сфагновий мох, характерний для верхового болота, як живиться атмосферними опадами, бідними на мінеральні солі.

З морфологічного боку болота характеризуються формою поверхні, розмірами масивів, похилами поверхні і потужністю торфового шару. Поверхня болота може бути плоскою, ввігнутою або опуклою. Характерними елементами рельєфу поверхні болота (точніше мікрорельєфу) є пасма і мочарі, купини та між купині зниження, горби (рис. 1.4). Пасма – окремі витягнуті в довжину

підвищені ділянки болота, відокремлені одна і одної такими ж втягнутими в довжину значно обводненими зниження (мочарами). Пасма та мочарі бувають витягнуті вздовж горизонталей, розташовані концентрично навколо найвищих відміток болота і перпендикулярно до максимального похилу поверхні болота. Пасма мочарі змінюються через кожні 4–6 м, іноді через 3–4 м.

Пасма та мочарі з'являються на болотних масивах у кінцевій стадії їхнього розвитку і є наслідком підвищення рівня води в болоті. На їхній поверхні розвинена різна болотна рослинність. Таким чином, вони являють єдиний комплекс у мікрорельєфі болотних масивів.

Утворення купин та міжкупинних знижень пов'язане з нерівномірною густотою рослинного покриву і накопиченням торфу.

Горби спостерігаються на болотах лісотундри. Утворення їх пов'язане з морозним випиранням. Складені вони з торфу, під яким знаходиться мерзлота. Висота горбів досягає декількох метрів.

Для болотних масивів характерна наявність внутрішньоболотних водних об'єктів (струмків, річок, озер, мікроозер і трясовин), поєднання яких утворює внутрішньоболотну гідрографічну сітку.

До болотних водотоків відносяться струмки та річки. Вони утворилися або до заболочування території, або є вторинними водотоками, котрі сформувалися в процесі болотоутворення. Всі водотоки покращують дренаж боліт. Струмки та річки витікають з болотних озер або трясовин. Швидкість течії у вторинних водотоків незначна, а витрати води малі. Глибина їх не перевищує 1,5–2,0 м, ширина русла – не більше 10 м.

До болотних водойм відносяться озера й мікроозера. Болотні озера – це відносно значні за площею та об'ємом води утворення. Площа їх може перевищувати 10 км², а глибини досягати 10 м і більше. Поверхня озер чиста або вкрита сплавинами. Мікроозера – це водойми менших розмірів, які зустрічаються великими групами серед заболоченої території. Вони розташовані на схилах болотних масивів, а також у пониженнях рельєфу. Водойми боліт за своїм походженням бувають первинними та вторинними. Перші існували ще до початку утворення болота, інші виникли в процесі заболочування суші та еволюції болота.

Своєрідними водними об'єктами боліт є трясовини – перезволожені ділянки болотних масивів, що характеризуються розрідженою торфовою масою, слабою дерниною рослинного покриву та високим рівнем води, яка періодично або постійно знаходиться на поверхні. Трясовини розташовуються на плоских ділянках у центральній частині або на схилах болотних масивів. Серед трясовини спостерігаються ділянки відкритої води. Трясовини бувають застійними, з фільтраційним рухом води та проточні.

Загальна площа боліт Землі становить 350 млн. га. Торфова маса погано прогрівається, бідна на мінеральні речовини, і тому рослинний покрив боліт в цілому досить убогий. Болотному ґрунтові характерна так звана «фізіологічна сухість». При загальній високій вологості корені рослин ледь отримують з

нього воду. Перешкодою є низька температура торфової маси та насиченість води гуміновими кислотами.

Запаси біомаси в болотних екосистемах вимірюються в межах 90–1770 ц/га. Болотні екосистеми відіграють у біосфері виняткову роль. Вони є накопичувачами прісної води та, займаючи всього 2% площі суходолу, утримують у зв'язаному вигляді (у формі торфу) 14% вуглецю. З боліт починається більшість річок. Особливо важлива роль боліт як своєрідних фільтрів або ж очисних систем, що затримують у шарі торфу різноманітні ксенобіотики та нітрати, які потрапляють туди разом зі стічними водами та атмосферними опадами.

На болотах збирають ягоди. Врожаї журавлини досягають 100–1000 кг/га. Після осушення боліт на них заготовляють сіно або випасають худобу

Особливо важлива роль боліт як своєрідних фільтрів або ж очисних систем, що затримують в шарі торфу різноманітні ксенобіотики та нітрати, які потрапляють разом із стічними водами та атмосферними опадами.

Видавництво ЗВО «ПДУ». м.Кам'янець – Подільський, 2024.
вул.Шевченка 12. Тираж 50 шт.